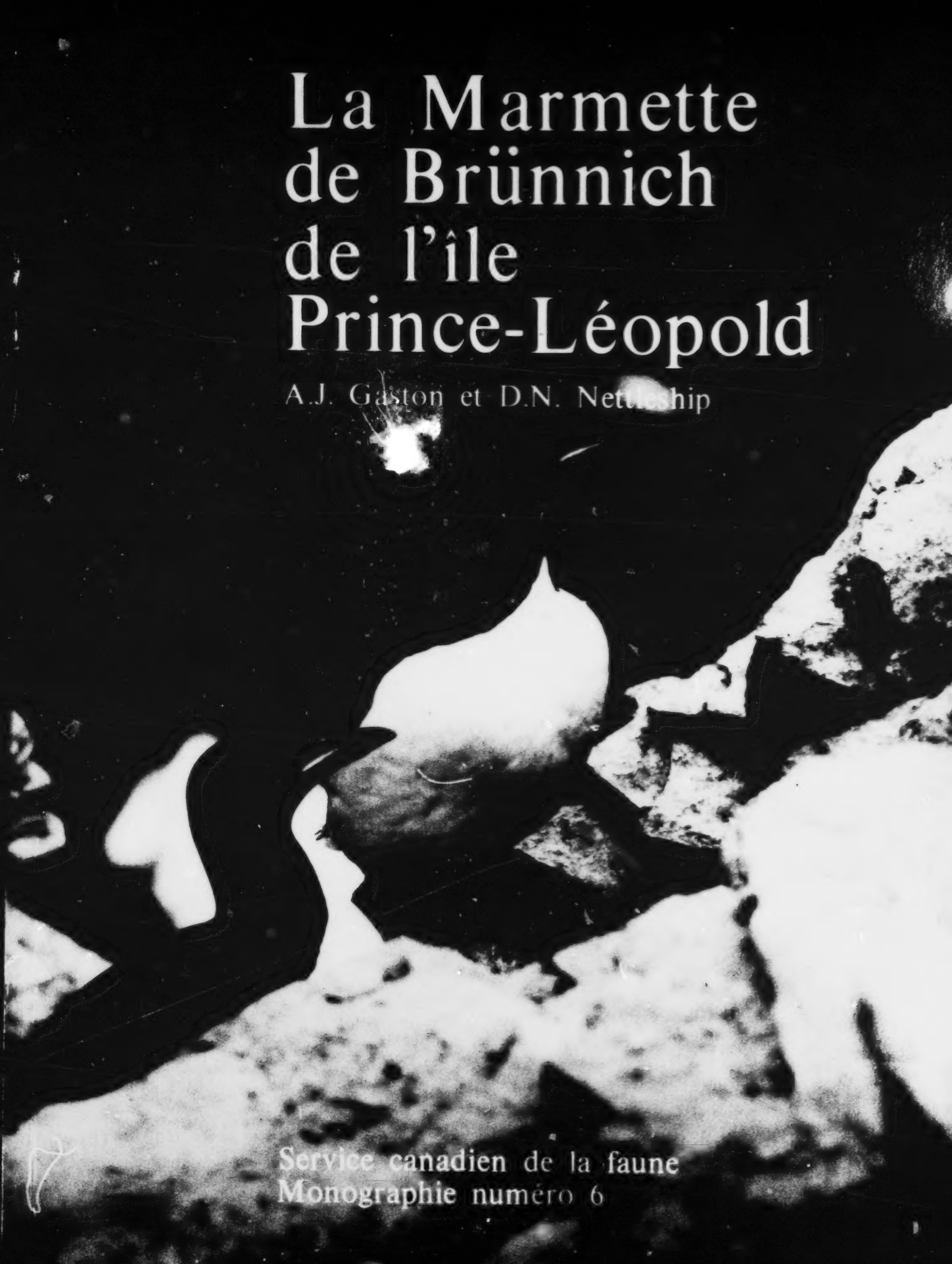
La Marmette de Brünnich de l'île Prince-Léopold

A.J. Gaston et D.N. Nettleship



Service canadien de la faune
Monographie numéro 6

Environnement Canada
Service canadien de la faune

Environment Canada
Canadian Wildlife Service

Page couverture:

Marmettes de Brünnich sur un site de reproduction sur l'île Prince-Léopold, T.N.-O.
1er août 1975 (D.N. Netteship)

La Marmette de Brünnich de l'Île Prince-Léopold

A.J. Gaston et D.N. Nettleship

Série de monographies du
Service canadien de la faune

Monographie numéro 6

Une étude de l'écologie reproductrice d'une colonie d'oiseaux de mer de l'Arctique supérieur
par A.J. Gaston et D.N. Nettleship

Also available in English

Publié avec l'autorisation du
Ministre de l'Environnement
Service canadien de la faune

Ministre des Approvisionnements et Services Canada, 1983
N° de catalogue CW65-7/6F
ISBN-0-660-90674-0

Dédicace

Avec toute notre gratitude, nous dédions ce travail à :

Hugh Boyd qui a conçu et mis en branle le programme des oiseaux de mer au Service canadien de la faune, en plus d'accorder son appui inflexible au cours des ans ;

Leslie M. Tuck qui, le premier, a entrepris l'étude de la Marmette de Brünnich dans l'Arctique canadien, y compris le détroit de Lancaster.

Les auteurs

Tony Gaston, né en 1946 à Croydon, Angleterre, a été un observateur d'oiseaux pendant presque toute sa vie. Il a étudié les sciences naturelles et l'anthropologie physique au Clare College, Cambridge (1964 à 1967), et a ensuite passé trois ans en Afrique et en Asie en tant qu'observateur d'oiseaux itinérant et de collectionneur de fossiles, traversant le Sahara en auto-stop. De 1970 à 1976, il a étudié la reproduction en colonie des oiseaux des Indes au cours de ses études de doctorat (Ph.D.) au Edward Grey Institute of Field Ornithology, université d'Oxford. Au cours des étés de 1975 à 1977, il a effectué des recherches sur la Marmette de Brünnich de l'Île Prince-Léopold pour le compte du Service canadien de la faune (SCF). De 1977 à 1978, il a été boursier du Commonwealth à l'université de Calicut, Indes, et de novembre 1978 à juin 1980, il a dirigé un projet de recherche sur la condition de la faune de l'Himalaya occidental. Depuis juin 1979, il fait de la recherche scientifique pour le SCF, et est chargé de la coordination de la recherche sur les oiseaux de mer. M. Gaston est marié à Anne-Marie (Anjali), la célèbre danseuse classique des Indes orientales.

David N. Nettleship a étudié la biologie à l'université Sir George-Williams, Montréal (B.Sc.) et à l'université de la Saskatchewan, Saskatoon (M.Sc.) ; il a ensuite étudié la zoologie à l'université McGill, Montréal (Ph.D.). Il a été boursier en recherche au Edward Grey Institute of Field Ornithology, université d'Oxford. En 1971, M. Nettleship est entré au SCF avec lequel il collaborait de façon informelle depuis 1965. Il vit maintenant en Nouvelle-Écosse et travaille à l'Institut d'océanographie de Bedford où il dirige un programme de recherche à long terme sur l'écologie de la reproduction des oiseaux de mer de l'est du Canada. Des travaux de recherche sur l'évolution et le cycle reproducteur des oiseaux de mer et des oiseaux de rivage ont mené M. Nettleship dans les régions les plus septentrionales comme le nord de l'Île Ellesmere et Pearyland, le Groenland et les autres Îles et régions continentales du Canada arctique. Ce chercheur s'intéresse surtout à l'écologie et au comportement des animaux, particulièrement des oiseaux de mer vivant en colonie et de la famille des pingouins. Il est membre de nombreuses associations scientifiques et a siégé pendant plusieurs années au Canadian Committee for the International Biological Programme Conservation Terrestrial -- Panel 9, à titre de co-président. Il est très impliqué dans l'élaboration de politiques sur l'utilisation des terres et la protection de sites importants du point de vue biologique au Canada ; il prend aussi une part active dans la production de films éducatifs sur la conservation de la faune marine et de son habitat. Ses autres ouvrages sont l'*Atlas des oiseaux de mer de l'est du Canada* (1975), *Ecological sites in northern Canada* (1975) et *Conservation of marine birds of northern North America* (1979).

Table des matières

Liste des tableaux 4
Liste des figures 7
Liste des annexes 14
Avant-propos 16
Préface 17
Summary 20
Remerciements 21

Chapitre I - Introduction 23
1. Données de base 23
2. Région étudiée 25
2.1. Situation et description 25
2.2. Historique 25
2.3. Les populations d'oiseaux de mer 26
2.4. La flore et les autres espèces fauniques 27
3. Milieu physique 28
3.1. Climat estival 28
3.2. Les courants 29
3.3. État de la glace 29
3.4. Structure des falaises de reproduction 30
4. Techniques d'étude 30

Chapitre II - La colonie : fréquentation et comportement 33
1. Introduction et méthodes 33
1.1. Fréquentation de la colonie 33
1.2. Comportement 34
2. Description des schèmes de comportement 35
2.1. Arrivée 35
2.2. Copulation 36
2.3. Agression 36
2.4. Départ 37
2.5. Comportement sur l'eau 38
3. Fréquentation de la colonie 38
3.1. Avant la ponte 38
3.2. Périodes d'incubation et d'élevage 40
3.3. Variation diurne de la fréquentation 44
3.4. Recensement des schèmes de fréquentation et de la population 45
4. Comportement 48
4.1. Comportement avant la période de ponte 48
4.2. Ponte et incubation 50
4.3. Période d'élevage 52
4.4. Comportement des explorateurs 55
4.5. Rôle des explorateurs dans les variations de fréquentation de la colonie 57
4.6. Agression pendant les périodes d'incubation et d'élevage 59
4.7. Facteurs déterminant les changements saisonniers de comportement 62
4.8 Comportement au moment de l'envol 64
4.9. Rôle des sexes dans le cycle de reproduction 66
4.10. Prédation et comportement défensif 67
5. Recensement et population 70
5.1. Méthodes 70
5.2. Résultats 72

6. Résumé 74

Chapitre III - Période de reproduction et degré de réussite 76
1. Introduction et méthodes 76
1.1. Méthodes et variables mesurées 76
1.2. Analyse des méthodes 79
2. Période de reproduction 82
2.1. Ponte 82
2.2. Éclosion et durée de l'incubation 84
2.3. Envol et durée de la période d'élevage 86
2.4. Facteurs influençant la période de reproduction 87

3. Rendement reproducteur 90
3.1. Éclosions réussies 90
3.2. Nombre d'envols réussis 91
3.3. Réussite de la reproduction 92
3.4. Comparaisons entre les secteurs d'étude 94
4. Facteurs influençant la réussite de la reproduction 95
4.1. Réoccupation des sites d'année en année 95
4.2. Caractéristiques des sites de reproduction 97
4.3. Effets combinés des caractéristiques des sites de reproduction 104
4.4. Analyse de la réussite de la reproduction 110

5. Résumé 114

Chapitre IV - Développement des jeunes 115
1. Introduction 115
2. L'oeuf 115
2.1. Méthodes 115
2.2. Poids et volume de l'oeuf 116
2.3. Couleur des oeufs 117
2.4. Analyse 119
3. Croissance de l'oisillon 119
3.1. Méthodes 119
3.2. Développement du plumage 120
3.3. Augmentation de poids 121
3.4. Influence maternelle 123
3.5. Effets des conditions climatiques 126
3.6. Analyse 127
4. Rythme d'alimentation et croissance de l'oisillon 130
4.1. Méthodes 130
4.2. Rythme d'alimentation 131
4.3. Rythme d'alimentation et aires d'approvisionnement 134
4.4. Régime alimentaire de l'oisillon 135
4.5. Estimation de la consommation totale de nourriture par les jeunes 138
4.6. Analyse 139
5. Résumé 141

Chapitre V - Poids, nourriture et aires d'alimentation des adultes 143
1. Introduction 143
2. Mesures et condition des oiseaux 143
2.1. Méthodes 143
2.2. Mesures 144
2.3. Etat des gonades 144

2.4. Plaques incubatrices 145
2.5. Poids et condition physique 145
3. Régime alimentaire des adultes 148
3.1. Méthodes 148
3.2. Résultats 148
3.3. Interprétation du régime alimentaire des adultes 149
4. Aires d'alimentation 153
4.1. Méthodes 153
4.2. Résultats des observations aériennes 154
4.3. Habitats préférés 157
4.4. Estimation du nombre total des oiseaux en mer 159
4.5. Aires d'approvisionnement 160
4.6. Sens d'arrivée et de départ observés à la colonie 161
4.7. Localisation des aires d'alimentation par les marmettes 163
5. Résumé 165

Chapitre VI - Conlusions et considérations générales 167
1. Les Marmettes de Brünnich et la communauté des oiseaux de mer 167
2. Causes et conséquences de la vie en colonie des Marmettes de Brünnich 173
3. Facteurs limitatifs de la population 176
4. Stratégie d'envol des Marmettes de Brünnich 180
5. Structure de la colonie 182
6. Résumé 184

Figures 186

Bibliographie 274

Annexes 288

Liste des tableaux

1. Colonies et peuplements de Marmettes de Brünnich dans l'ouest de l'Atlantique 24
2. Nombre et distribution générale des oiseaux de mer reproducteurs de l'Île Prince-Léopold, 1975-1977 27
3. Comparaison de certaines importantes statistiques de fréquentation établies de 1975 à 1977 41
4. Écarts entre les dénombrements moyens d'oiseaux effectués dans sept secteurs, du 1er au 8 août, en 1976 et 1977 42
5. L'effet de la visibilité sur << d >> en 1977 44
6. Corrélation entre les dénombrements moyens d'oiseaux dans le secteur S1 lors d'observations effectuées tous les trois jours, entre le 25 juillet et le 21 août 1977 inclusivement, et la vitesse du vent et la visibilité 44
7. Comparaison des erreurs-types rattachées aux écarts entre les dénombrements moyens couvrant deux périodes en 1976 et 1977, et des erreurs-types rattachées aux écarts moyens entre des observations couplées effectuées aux mêmes dates 47
8. Sexe des oiseaux en activité d'accouplement ou en tentative d'accouplement dès leur arrivée, par rapport au moment du jour, avant la ponte, en 1975 49
9. Fréquence du << vol papillon >> par rapport au nombre d'oiseaux se posant ou non sur la mer 51
10. Présence des couples marqués pendant l'intervalle entre le prélèvement des oeufs et la ponte suivante et après cette dernière, dans le secteur U, en 1977 51
11. Nombre de poissons apportés aux oisillons par les deux parents dans le secteur U, les 24 et 27 août 1977 53
12. Nombre de poissons rapportés par les oiseaux entre les relèves d'incubation, dans le secteur U, les 24 et 27 août 1977 54
13. Temps écoulé entre l'arrivée de l'oiseau et la relève, après le nourrissage des oisillons, en fonction de la date et de l'âge des oisillons, en 1976 et 1977 54
14. Comportement des oiseaux s'éloignant du site après le nourrissage de leur oisillon, en fonction de la présence ou de l'absence d'une relève 54
15. Fréquence des combats sur les sites où les oeufs étaient éclos, par rapport à la date de l'éclosion, dans le secteur S1, entre le 25 juillet et le 18 août 1977 60
16. Fréquence des combats sur les sites par rapport au nombre de voisins, dans le secteur S1, entre le 25 juillet et le 18 août 1977 61
17. Fréquence des combats sur les sites par rapport à la présence d'oeufs ou d'oisillons, dans le secteur S1, en 1977 61
18. Fréquence des combats sur les sites par rapport à la présence de l'oisillon, son premier envol ou sa disparition prématurée, dans le secteur S1, en 1977 61
19. Nombre de coquilles d'oeufs de Marmettes de Brünnich recueillies dans les sites de nidification de trois couples de Goélands bourgmestres situés au haut de la falaise, en 1975 69
20. Comparaisons des comptages directs et sur photographie effectués le 9 août 1975, sur l'Île Prince-Léopold 72
21. Comparaison des résultats des comptages directs effectués dans la zone des falaises comprise entre E et I, en 1975-1977 73

22. Comparaison d'une analyse préliminaire de la population faite en 1975 à l'aide d'informations incomplètes et d'un recensement détaillé effectué en 1976 et 1977 73
23. Comparaison des dates d'observation de la ponte avec celles déduites à partir des dates d'observation de l'éclosion, dans le secteur S1, en 1976 81
24. Coefficients de corrélation des dates de ponte en un même site pendant différentes années 83
25. Dates médianes de l'éclosion dans sept secteurs d'étude, en 1975, 1976 et 1977 85
26. Coefficients de corrélation des dates d'éclosion en un même site pendant différentes années 85
27. Comparaison du nombre de sites du secteur S1 où des oisillons ont éclos très tôt pendant 1, 2 ou 3 saisons à une fréquence prévue selon l'hypothèse zéro voulant que les dates d'éclosion, dans certains sites, soient indépendantes d'une année à l'autre 86
28. Nombre d'oeufs pondus et éclos et d'oisillons envolés, dans sept secteurs d'étude, de 1975 à 1977 90
29. Causes de mortalité des oeufs, observées dans le secteur d'étude S1, en 1975 et en 1977 91
30. Proportion d'oeufs perdus et remplacés, par rapport à la date de ponte du premier oeuf 92
31. Réussite des éclosions, des envols et de la reproduction en général dans sept secteurs d'étude, en 1975, 1976 et 1977 93
32. Comparaison de la réussite de la reproduction à la même aire entre différentes années 93
33. Réussite des premiers oeufs pondus sur des sites de nidification inoccupés en 1976 et 1977, comparativement à la réussite observée aux endroits occupés les deux années 96
34. Réoccupation des sites de reproduction en 1976 et 1977 par rapport à la réussite générale en 1976 96
35. Dates d'éclosion dans le secteur S1, en 1977, par rapport à l'occupation et à la réussite générale en 1976 97
36. Réussite générale de tous les sites de reproduction par rapport au nombre de voisins 100
37. Réussite générale de tous les sites de reproduction par rapport à l'inclinaison de la corniche 100
38. Réussite générale par rapport aux dimensions de la corniche 101
39. Réussite générale par rapport au nombre de parois 102
40. Réussite générale par rapport à la présence ou l'absence d'une fissure à l'intérieur de laquelle l'oisillon peut se cacher 102
41. Réussite générale par rapport à l'importance des saillies rocheuses protégeant les sites de reproduction 103
42. Réussite générale pour les trois saisons par rapport à la disparition de la neige sur les aires de reproduction, en 1976 104
43. Ponte des premiers oeufs dans le secteur d'étude S1, en 1977, par rapport à la date de disparition de la neige des aires de reproduction 105
44. Réussite générale par rapport au nombre de voisins, en tenant compte des parois, de la largeur et de l'inclinaison de la corniche 105
45. Réussite générale par rapport au nombre de parois, en tenant compte de la largeur et de l'inclinaison de la corniche 106
46. Réussite générale par rapport à la largeur de la corniche, en tenant compte de l'inclinaison 106

47. Indice du rendement reproductif prévu, pour sept secteurs d'étude, comparativement à la réussite générale observée 108
48. Dates moyennes d'éclosion en 1977, selon les catégories voisins, parois et inclinaison 109
49. Proportion d'oisillons éclos hâtivement dans cinq zones du secteur S1 110
50. Estimation de la réduction possible de l'espérance de vie chez les adultes au cours de l'année qui suit une éclosion tardive 111
51. Estimation de la mortalité après l'envol, calculée entre l'envol et l'arrivée dans les quartiers d'hiver au large de Terre-Neuve 113
52. Indices de volume pour les oeufs 117
53. Marques des oeufs par rapport à la couleur de fond 118
54. Répartition des classes de couleur de fond dans trois zones différentes sur les falaises est, en 1977 118
55. Proportion des jeunes au plumage << d'été >> et << d'hiver >> dans deux secteurs, en 1977 121
56. Comparaison des paramètres de croissance des jeunes selon les années 122
57. Comparaisons des jeunes pesés en E et en S, en 1977 123
58. Matrice de corrélation pour les paramètres de croissance des oisillons dans les secteurs d'études en S, en 1977 125
59. Matrice de corrélation pour les paramètres de croissance des oisillons dans les secteurs d'étude en E, en 1977 125
60. Sommaire des corrélations pour les différents paramètres de croissance des oisillons dans les secteurs d'étude S et E, par rapport aux prévisions pour chaque année 126
61. Comparaison entre la variation de poids des oisillons au cours des deux journées qui précèdent leur envol et celle des oisillons du même âge qui s'envolent plus tard, dans les secteurs d'étude G et S combinés pour 1977 126
62. Répartition du nombre de repas reçus par les oisillons au cours des cinq premières observations de quatre heures après l'éclosion, en 1977 132
63. Proportion de jeunes dont le rythme d'alimentation est supérieur au rythme médian dans les trois zones du secteur S1 133
64. Comparaison des rythmes d'alimentation observés le 21 août 1977 pour les oisillons qui se sont envolés dans les 48 heures suivantes et les oisillons âgés de plus de 16 jours qui se sont envolés plus tard 134
65. Estimation du nombre d'heures consacrées par les marmettes à s'alimenter et à nourrir les oisillons, à la fin de juillet et au début d'août 1976 135
66. Nombre d'aliments identifiés dans le régime alimentaire des jeunes Marmettes de Brünnich à l'Île Prince-Léopold, 1975-1977 136
67. Proportion de poissons autres que les *Boreogadus*, reçue par les oisillons, selon la méthode de collecte 136
68. Classes de taille des poissons reçus par les jeunes marmettes, selon l'âge des oisillons et la méthode de collecte 137
69. Estimation de la longueur des poissons reçus par les oisillons pendant les observations de la fin août, en 1976 et 1977 138
70. Estimation de la longueur des poissons reçus par les oisillons le 31 août 1976, par rapport au nombre de repas pendant une observation de douze heures 138
71. Calcul de la ration totale absorbée par les jeunes marmettes et rapport de conversion 139

72. Mensurations des oiseaux collectés à l'Île Prince-Léopold de 1975 à 1977 145
73. Quantité de graisse sous-cutanée observée dans des échantillons prélevés à trois différentes périodes 146
74. Variations interannuelles de la distribution des quantités de graisse, par catégories, chez les oiseaux collectés en juin et en août à l'Île Prince-Léopold 147
75. Poids moyen de deux groupes de Marmettes de Brünnich adultes, échantillonnés dans le détroit de Lancaster, en août 1976 147
76. Proportion des Marmettes de Brünnich, échantillonnées de 1975 à 1977, qui avaient des résidus alimentaires dans l'estomac 149
77. Fréquence des différents taxons trouvés dans le tube digestif des Marmettes de Brünnich collectées à l'Île Prince-Léopold 150
78. Nombre et densité des Marmettes de Brünnich dans les transects côtiers et pélagiques et aux lisières de glace, et proportion des intervalles de deux minutes dans lesquelles cette espèce a été observée au cours des trois relevés de 1977 156
79. Comparaison des densités de populations de Marmettes de Brünnich enregistrées dans les transects côtiers et pélagiques avant la migration d'automne, en 1976 et 1977 157
80. Estimation du nombre total de Marmettes de Brünnich dans la région étudiée, en fonction des densités relevées dans les transects 159
81. Importance des vols et rythme des départs de Marmettes de Brünnich quittant la colonie par l'extrémité de la flèche sud, d'après des observations faites pendant six jours en 1977 162
82. Calculs hypothétiques du nombre et de la densité des marmettes en provenance d'une aire d'alimentation x 165
83. Oiseaux de mer reproducteurs dénombrés dans la région du détroit de Lancaster et à l'Île Prince-Léopold uniquement 167
84. Indices de la diversité des espèces pour certaines communautés d'oiseaux de mer dans l'océan Atlantique et dans le nord de l'océan Pacifique 168
85. Volume potentiel d'eau disponible pour l'alimentation des espèces se reproduisant dans l'Île Prince-Léopold, pendant la période d'élevage 169
86. Comparaison généralisée des aliments rapportés aux jeunes oiseaux de mer à l'Île Prince-Léopold, en juillet et en août 171
87. Tailles des colonies de marmettes dans l'ouest de l'Atlantique et l'est de l'Arctique canadien, par rapport à la fréquence des glaces dérivantes, pendant la période d'élevage 174

Liste des figures

1. Détroit de Lancaster et environs 186
2. Île Prince-Léopold, Territoires du Nord-Ouest : a) vue oblique de la pointe et de la côte sud ; b) vue verticale de toute l'île 187

3. Carte de l'île Prince-Léopold montrant ses traits physiographiques, l'emplacement du campement de base et de la colonie de la Falaise Est, et la distribution générale des couples reproducteurs de Fulmars boréaux et de Marmettes de Brünnich 188
4. Conditions climatiques observées pendant la saison de reproduction à l'île Prince-Léopold, de 1975 à 1977 189
5. Configuration générale des courants de surface dans les détroits de Barrow et de Lancaster 190
6. Variations interannuelles de la position des lisières de glace dans les détroits de Barrow et de Lancaster, de 1975 à 1977 191
7. Section de la colonie de Marmettes de Brünnich sur la Falaise Est illustrant la densité de la population reproductrice et les caractéristiques de la corniche fracturée par le gel et son clivage horizontal 192
8. Emplacement des principaux caps et des grandes zones d'étude le long de la colonie de la Falaise Est 193
9. Dénombrements quotidiens d'oiseaux présents dans des secteurs d'étude, entre 17 h et 19 h pendant la pré-ponte, de 1975 à 1977 194
10. Dénombrements d'oiseaux effectués à l'aide de prises de vues image par image, montrant l'accroissement de la population dans le secteur d'étude S1, entre 17 h le 1er juin et 9 h le 2 juin 1976 195
11. Comparaison des dénombrements d'oiseaux effectués dans les secteurs d'étude avec ceux réalisés à l'intérieur d'une zone beaucoup plus étendue (G) pendant la pré-ponte de 1976 195
12. Comparaison des variations du nombre d'oiseaux dans des secteurs d'étude de la Falaise Est et de la Flèche Nord pendant une période de 48 heures, juin 1977 196
13. Dénombrements quotidiens d'oiseaux, effectués dans tous les secteurs d'étude de l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977, et convertis en moyennes cumulées de 7 jours et en moyennes de 7 jours d'après des recensements réalisés par Tuck (1961) en 1957 au cap Hay, dans l'île Bylot 197
14. Comparaison de la variation saisonnière des dénombrements d'oiseaux effectués dans les secteurs Q1 et Q4, sur la même falaise et à une distance d'environ 80 m seulement 198
15. Analyse de la taille de l'échantillon en fonction du coefficient de variation pour les dénombrements d'oiseaux effectués entre le 1er et le 8 août 1977 198
16. Dénombrements d'oiseaux effectués toutes les deux heures dans tous les secteurs et en S1 seulement les 11 et 29 juillet 1976 199
17. Moyennes des dénombrements d'oiseaux effectués toutes les deux heures, au cours de six périodes d'observation pendant l'incubation, et au cours de cinq périodes d'observation pendant l'élevage, dans le secteur S1, en 1975 200
18. Coefficients de variation pour les dénombrements d'oiseaux effectués toutes les deux heures, pendant une période de 24 heures, au cours de 11 observations dans le secteur S1, en 1975 200
19. Nombre d'oiseaux présents dans le secteur S1, pendant les quatre dernières observations de 24 heures, en 1975 201
20. Relation entre le nombre de jours de dénombrements répétés et l'erreur-type de la moyenne, à partir du 1er juillet et du 1er août 1977 201
21. Fréquence des accouplements et des tentatives d'accouplement observés avant la ponte et au début de l'incubation 202

22. Fréquence des accouplements observés dans le secteur G3 en 1975, par rapport au nombre d'oiseaux fréquentant les secteurs voisins G1 et G4 203
23. Fréquence des combats pendant les périodes de pré-ponte, en 1975 et 1976 204
24. Fréquence des combats par rapport au nombre d'oiseaux arrivant dans le secteur G3, pendant la pré-ponte, en 1975 204
25. Nombre de relèves d'incubation observées en 24 heures, par rapport au temps écoulé depuis la ponte, dans le secteur S1, le 2 juillet 1975 205
26. Nombre de relèves d'incubation consignées au cours d'observations de 24 heures, par rapport à la date, dans le secteur S1, en 1975 et 1977 205
27. Intervalles de temps entre les arrivées et la relève d'incubation dans le secteur S1, du 22 au 31 juillet 1977 206
28. Durée médiane de l'intervalle entre l'arrivée et la relève, par rapport à la date, dans le secteur S1, en 1977 206
29. Incubation (site 30) et couvaison des oisillons (tous les autres sites) par le mâle et la femelle au cours de deux périodes d'observation de 24 heures sur le secteur U, en 1977 207
30. Temps écoulé entre l'arrivée et la relève du couveur en fonction de l'âge des oisillons, au cours de trois périodes d'observation dans le secteur S1, en 1977 208
31. Durée moyenne du séjour des deux partenaires sur le site au cours des relèves de couvaison, en fonction de la date, dans le secteur S1, en 1976 et 1977 208
32. Fréquence des arrivées des explorateurs au cours de périodes d'observation de 24 heures, en 1975, et de 4 heures, en 1977, dans le secteur S1 209
33. Nombre d'oiseaux relevé sur les corniches non fréquentées par les reproducteurs, exprimé en pourcentage du nombre total d'oiseaux dans le secteur G1, en fonction de la date, et des variations du nombre total d'oiseaux exprimé en moyennes de sept jours, en 1975 209
34. Proportion des oiseaux qui, au cours des observations, sont partis des falaises et sont retournés se poser à terre à plus de 20 m du point de départ initial, en fonction de la date 210
35. Période passée par des explorateurs individuels dans le secteur S1, du 23 au 29 juillet, et le 8 août 1977 210
36. Schéma du secteur S1 indiquant les endroits où se sont posés les explorateurs au cours des périodes d'observation, en juillet 1977 211
37. Schéma du secteur S1 indiquant les itinéraires empruntés par quatre explorateurs, au sol, en juillet 1977 211
38. Fréquence des arrivées des explorateurs en fonction du moment du jour, au cours de six périodes d'observation pendant l'incubation, et au cours de cinq périodes d'observation pendant l'élevage, dans le secteur S1, en 1975 212
39. Pourcentage de la variation des comptages effectués toutes les deux heures, dans le secteur S1, résultant de la corrélation entre le nombre d'oiseaux présents et la fréquence des arrivées des explorateurs et des occupants, en 1975 212
40. Relation entre la fréquence des relèves d'incubation et le nombre d'arrivées des explorateurs, au cours de périodes d'observation de quatre heures, dans le secteur S1, en 1977 213

41. Relation entre le nombre total d'oiseaux présents et le nombre d'arrivées des explorateurs, au cours de périodes d'observation de quatre heures, dans le secteur S1, en 1977 214
42. Apport des différentes catégories d'oiseaux au nombre total d'oiseaux présents dans le secteur S1, au cours d'une période d'observation de 24 heures, le 31 juillet 1976 215
43. Apport des différentes catégories d'oiseaux au nombre total d'oiseaux présents dans le secteur S1, au cours d'une période d'observation de 24 heures, le 21 août 1976 216
44. Fréquence des combats dans le secteur S1, en 1975 et 1977, et dans le secteur U, en 1977, en fonction de la date 217
45. Nombre total de combats observés dans le secteur S1, en 1977, par rapport aux différentes catégories d'oiseaux 217
46. Relation entre la fréquence des arrivées des explorateurs dans les secteurs S1 et U 218
47. Relation entre la fréquence des combats dans les secteurs S1 et U 219
48. Nombres moyens de combats par heure, relevés dans le secteur S1, au cours de six périodes d'observation pendant l'incubation, et de cinq périodes d'observation pendant la période d'élevage, en 1975 219
49. Fréquence des combats dans le secteur S1, par rapport au nombre d'arrivées des explorateurs 220
50. Nombre d'oisillons observés au moment de l'envol, par périodes de 10 minutes, depuis les falaises visibles à la base de la flèche sud, dans la nuit du 15 au 16 août 1975 220
51. Croquis du secteur S1 présentant les itinéraires de certains oisillons qui ne se sont pas envolés directement de leur site, en 1977 221
52. Graphique cumulatif du nombre de nouveaux oeufs observés, par périodes de 10 minutes, par trois observateurs dans le secteur d'étude S1, à partir de 15 h 30, le 14 juillet 1977 222
53. Graphique cumulatif du nombre de nouveaux oeufs observés, par périodes de 10 minutes, par un même observateur, par temps couvert, à partir de 12 h le 11 juillet 1977, et par temps ensoleillé, à partir de 9 h 30 le 12 juillet 1977, dans le secteur S1 223
54. Distribution du nombre de jours de la période d'incubation pendant lesquels les oeufs ont été réellement observés, dans le secteur S1, comparativement à la distribution de Poisson pour la même moyenne 224
55. Distribution des dates de ponte observées à 48 heures près dans tous les secteurs, en 1976 et 1977, et dans S1, en 1975 et 1977 225
56. Proportion des oeufs remplacés par rapport aux dates où l'oeuf de première couvée a disparu, en 1977 226
57. Laps de temps s'écoulant entre la disparition d'un oeuf et son remplacement, pour des périodes connues à 48 heures près, en 1977 226
58. Durées de l'incubation déterminées à partir des dates de ponte et d'éclosion connues à 48 heures près 227
59. Progression cumulative de l'éclosion pendant les trois saisons, exprimée en périodes de deux jours 228
60. Nombre d'oisillons éclos par périodes de deux jours, dans sept secteurs d'étude, en 1977 229
61. Nombre d'oisillons prenant leur envol chaque jour, en 1975, 1976 et 1977 230

62. Âge des oisillons au moment de l'envol dans tous les secteurs, en 1976 et 1977, calculé à partir des dates d'éclosion et d'envol connues à 48 heures et à 24 heures près respectivement 231
63. Comparaison de l'âge des oisillons qui se sont envolés après une période de vents modérés avec celui des oisillons qui se sont envolés après deux jours de vents forts 232
64. Âge au moment de l'envol par rapport à la date d'éclosion pendant les trois années 232
65. Pertes d'oeufs et d'oisillons (en 1977) par rapport au temps écoulé après la ponte et l'éclosion 233
66. Éclosions réussies par rapport à la date de ponte, en 1976 et 1977 234
67. Nombre d'oisillons envolés par rapport à la date d'éclosion au cours des trois années 234
68. Réussite de la reproduction par rapport à la date de ponte au cours des trois années 235
69. Proportion d'oeufs qui ont été pondus sur des sites inoccupés en 1976, par rapport à la date d'éclosion en 1977 235
70. Répartition des marmettes adultes dans une zone représentative de la colonie de la Falaise Est 236
71. Représentation schématique des caractéristiques 1 à 6 des sites de reproduction utilisés par la Marmette de Brünnich, indiquant les diverses catégories de chacun d'eux 237
72. Croquis montrant la répartition des oisillons éclos hâtivement dans le secteur S1, en 1976 238
73. Croquis montrant la répartition des oisillons éclos hâtivement dans le secteur S1, en 1975, 1976 et 1977, ainsi que tous les sites où la date d'éclosion a été relevée au cours des trois années 238
74. Indices de volume des oeufs par rapport aux classes de couleur de fond 239
75. Longueur moyenne des tectrices primaires par rapport à l'âge des jeunes, mesurée dans le secteur S, en 1977 240
76. Courbes de croissance de cinq jeunes choisis au hasard parmi les oisillons pesés dans le secteur d'étude S, en 1976 241
77. Courbes de croissance de cinq jeunes choisis au hasard parmi les oisillons pesés dans le secteur d'étude S, en 1977 241
78. Poids moyens des jeunes, mesurés en 1976 en fonction de l'âge, et courbe de croissance lissée pour le même échantillon, tracée par interpolation linéaire, pour estimer le poids des oisillons les jours sans pesée 242
79. Courbes de croissance lissées pour tous les jeunes pesés en SA, SB et SC combinés en 1975, 1976 et 1977 242
80. Augmentations moyennes du poids quotidien des jeunes pesés en SA, SB et SC combinés en 1975, 1976 et 1977, et écarts normaux des augmentations 243
81. Courbes de croissance lissées pour deux cohortes de jeunes pesés en S, en 1975 244
82. Courbes de croissance lissées pour les jeunes dont l'éclosion était hâtive et ceux dont l'éclosion était tardive, pesés en S, en 1977 244
83. Courbes de croissance lissées pour deux cohortes de jeunes pesés en S, en 1976 245
84. Courbes de croissance des jeunes pesés en E et en S, en 1977, et coefficients de variation 245

85. Interaction de la qualité des parents et des conditions environnementales dans la détermination des taux de croissance et de l'âge à l'envol des jeunes Marmettes de Brünnich 246
86. Rythmes d'alimentation moyens des oisillons relevés au cours d'observations en S1, en 1975 et 1976, et en S1 et U combinés, en 1977 247
87. Rythmes d'alimentation des oisillons relevés au cours d'observations de quatre heures, en S1 et en U, en 1977, et pourcentage de jeunes mesurés en S et dont l'augmentation de poids est supérieure à l'augmentation médiane pour leur classe d'âge 248
88. Répartition du nombre de repas reçus par les oisillons au cours des trois premières observations de douze heures suivant leur éclosion, en 1975, et au cours des cinq premières observations de quatre heures, en 1977 249
89. Croquis du secteur S1 montrant l'emplacement des oisillons ayant eu un rythme d'alimentation supérieur au rythme médian pendant les trois premières observations de douze heures après leur éclosion, en 1975, et pendant les cinq premières observations de quatre heures, en 1977 250
90. Rythmes d'alimentation des oisillons en S1, en 1975 et 1976, et en S1 et U en 1977, en fonction de l'âge des oisillons 251
91. Rythmes d'alimentation observés pendant des observations en S1, en 1975, pour trois cohortes 251
92. Rythmes d'alimentation des oisillons relevés en S1, en 1975, en fonction de l'âge des oisillons, au cours de quatre observations effectuées séparément 252
93. Rythmes d'alimentation des oisillons relevés au cours de six observations en S1, en 1976, par rapport à la date d'éclosion 252
94. Répartition du nombre d'heures d'intervalle entre les repas de chaque oisillon, au cours d'observations de 24 heures en S1, le 31 juillet et le 21 août 1976, et en U, les 24 et 25 août 1977 253
95. Comparaison entre la longueur des poissons recueillis sur les corniches, en 1977, et celle des poissons pris sur des oiseaux munis d'un collier 254
96. Longueur des poissons recueillis sur les oiseaux porteurs d'un collier, en 1977, selon la date de collecte 254
97. Longueur moyenne, en fonction de la date, des testicules les plus grands chez la Marmette de Brünnich de l'île Prince-Léopold 255
98. Diamètre moyen, en fonction de la date, des ovocytes les plus grands chez la Marmette de Brünnich de l'île Prince-Léopold 256
99. Pourcentage des Marmettes de Brünnich collectées à l'île Prince-Léopold dont les plaques incubatrices étaient partiellement formées, entièrement formées ou en régression, en fonction de la date 256
100. Poids moyen des Marmettes de Brünnich mâles et femelles collectées ou capturées à l'île Prince-Léopold, de 1975 à 1977, en fonction de trois périodes du cycle de reproduction 257
101. Nombre de crustacés enregistrés en fonction du nombre de taxons trouvés dans l'estomac des Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold 258
102. Distributions de la taille des *Boreogadus saida* évaluée d'après la longueur des otolithes prélevés dans l'estomac des Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977 258

103. Longueurs moyennes des *Boreogadus saida* prélevés dans les Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977, selon la date de collecte des oiseaux 259
104. Comparaison des distributions de la taille des *Boreogadus saida* prélevés dans les Marmettes de Brünnich collectées à l'île Prince-Léopold avant le 5 juillet 1976 et de celles de la taille de 688 spécimens prélevés dans des oiseaux capturés près de la lisière de glace fixée pendant la même période 259
105. Distributions de la taille des *Parathemisto* spp. prélevés dans les Marmettes de Brünnich capturées à l'île Prince-Léopold entre le 30 juin et le 10 août 1977 et dans leurs aires d'alimentation du détroit de Lancaster en juillet et en août 1976 260
106. Distribution de la taille des proies capturées par les Marmettes de Brünnich adultes dans le détroit de Lancaster 260
107. Comparaison de la distribution de la taille des *Boreogadus saida* dans l'estomac des adultes au cours de l'élevage et dans celui des oisillons munis d'un collier, en 1977 261
108. Nombre de Marmettes de Brünnich enregistré à la lisière de glace de l'entrée sud du détroit de Wellington, en fonction de la population de la colonie de l'île Prince-Léopold, en 1976 261
109. Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, lors du relevé du 2 août 1976 262
110. Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, lors du relevé du 6 août 1976 262
111. Distribution des Marmettes de Brünnich en fonction de la distance à partir de l'île Prince-Léopold, les 2 et 6 août 1976 263
112. Distribution des Marmettes de Brünnich observée à partir du *CSS Hudson*, du 17 au 19 août 1976 264
113. Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, le 25 juin 1977 265
114. Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, le 18 juillet 1977 265
115. Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, le 20 août 1977 266
116. Ordre d'importance des diverses lisières de glace selon la densité des peuplements de Marmettes de Brünnich, 1974-1976 266
117. Position finale des vols de Marmettes de Brünnich quittant la colonie observés jusqu'à ce qu'ils disparaissent de l'horizon le 5 juillet 1977 ou pendant deux minutes après leur passage à la pointe de la flèche sud le 28 juillet 1977 267
118. Cap moyen des vols de Marmettes de Brünnich observés pendant au moins deux minutes après qu'ils eurent quitté l'extrémité de la flèche sud de l'île, en fonction de la vitesse des vents à ce moment 267
119. Trajectoires choisies par les Marmettes de Brünnich après avoir longé le côté est de la flèche sud 268
120. Le genre *Uria* en pourcentage du nombre total d'oiseaux de mer, selon différentes latitudes dans le nord-ouest de l'Atlantique et dans le nord-est du Pacifique 268
121. Position de la morue arctique *Boreogadus saida* dans l'écosystème du détroit de Lancaster 269

122. Répartition des colonies de marmettes dans l'ouest de l'Atlantique et dans l'est de l'Arctique canadien, par rapport à la présence d'un manteau glaciel pendant la fin de juillet et la première moitié d'août 270
123. Relation hypothétique du rapport des densités des proies à une distance donnée de la colonie, par rapport aux densités adjacentes à la colonie, qui rendraient un voyage de ravitaillement à telle distance avantageux pour la Marmette de Brünnich 271
124. Relation hypothétique entre la taille d'une colonie et le pourcentage de temps disponible pour l'alimentation, en supposant une densité de proies uniforme 271
125. Relations entre la taille d'une colonie et la densité moyenne des proies dans les eaux environnantes, et entre la taille d'une colonie et le rayon maximal de l'aire d'alimentation 272
126. Interaction de l'épuisement de la nourriture et des effets de centre d'information par rapport à la taille de la colonie dans un environnement imprévisible 272
127. Relations des facteurs menant à un envol précoce chez le genre *Uria* 273

Liste des annexes

1. Photographies des secteurs d'étude, montrant les limites de ceux-ci et l'emplacement des couples reproducteurs de Marmettes de Brünnich, dans les principaux secteurs d'étude, 1975-1977 288
2. Quelques données climatiques relevées au cours des mois d'été (mai à septembre) sur l'Île Prince-Léopold, 1975-1977 301
3. Comptages journaliers des Marmettes de Brünnich dans douze secteurs d'étude situés le long de la colonie de la Falaise Est, entre 17 h et 19 h, 1975-1977 310
4. Instructions à l'usage des observateurs du comportement dans les secteurs d'étude G3 et S1 318
5. Coefficients de corrélation des rangs de Spearman pour les variations du nombre d'oiseaux relevés dans tous les sites, toutes les deux heures, le 11 juin 1976, ainsi que la distance entre les secteurs 320
6. Coefficients de corrélation des rangs de Spearman pour les variations du nombre d'oiseaux relevés dans tous les sites, toutes les deux heures, le 11 juillet 1976 321
7. Détails des comptages d'oiseaux et des facteurs de conversion utilisés pour évaluer la dimension de la population reproductrice de Marmettes de Brünnich, sur l'île Prince-Léopold, en 1975 322
8. Détails des comptages d'oiseaux et des facteurs de conversion utilisés pour évaluer la dimension de la population reproductrice de Marmettes de Brünnich, sur l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977 323

9. Données sur la performance reproductrice des Marmettes de Brünnich dans sept secteurs d'étude situés le long de la colonie de la Falaise Est, 1975-1977 324
10. Dates de la ponte des premiers oeufs à 48 heures près, dans sept secteurs d'étude, en 1976 336
11. Dates de la ponte des premiers oeufs à 48 heures près, dans sept secteurs d'étude, en 1977 337
12. Dates d'éclosion des premiers oeufs dans sept secteurs d'étude, en 1975 338
13. Dates d'éclosion des premiers oeufs dans dix secteurs d'étude, en 1976 339
14. Dates d'éclosion des premiers oeufs dans sept secteurs d'étude, en 1977 340
15. Dates de l'envol des oisillons dans six secteurs d'étude, en 1975 341
16. Dates de l'envol des oisillons dans dix secteurs d'étude, en 1976 342
17. Dates de l'envol des oisillons dans sept secteurs d'étude, en 1977 343
18. Durée des périodes d'élevage par rapport aux dates d'éclosion dans les secteurs d'étude G1, G4, S1 et U, en 1975 344
19. Durée des périodes d'élevage par rapport aux dates d'éclosion dans tous les secteurs d'étude, en 1976 345
20. Durée des périodes d'élevage par rapport aux dates d'éclosion dans tous les secteurs d'étude, en 1977 346
21. Répartition des sites par rapport aux voisins, aux parois rocheuses et à l'inclinaison, dans sept secteurs d'étude, en 1977 seulement 347
22. Poids (g) des oisillons en fonction de l'âge, 1975-1977 348
23. Nombre moyen de repas apportés aux oisillons par période de quatre heures, dans le secteur S1, en 1977, par rapport à l'âge et à la date de l'éclosion 353
24. Mensuration des Marmettes de Brünnich prises à l'île Prince-Léopold, T.N.-O., 1975-1977 354
25. Énumération des organismes identifiés dans le tube digestif des Marmettes de Brünnich prises à l'île Prince-Léopold, en 1976 358
26. Énumération des organismes identifiés dans le tube digestif des oiseaux pris à l'île Prince-Léopold, en 1977 358
27. Dérivation de la formule établissant la relation entre le rapport minimal de densité et les distances séparant les diverses aires d'alimentation 359
28. Dérivation de l'équation [7] établissant le rapport entre la densité moyenne des proies et la dimension de la colonie 360

Avant-propos

Par Hugh Boyd

Selon Waddington, on peut définir la science comme étant l'ensemble des problèmes résolus par un raisonnement rigoureux, la méthode de la déduction (C.H. Waddington, *Tools for Thought*, Cape, Londres, 1977, p. 118). Le trait le plus remarquable des travaux entrepris par David Nettleship et Tony Gaston, dont le présent volume ne constitue qu'une faible partie, est leur caractère scientifique combiné à un admirable tableau d'histoire naturelle. Les auteurs y conçoivent des hypothèses et des moyens de vérification pour arriver à des résultats probants, ou alors ils se comportent comme des scientifiques plutôt que comme des visionnaires, ce qui est d'autant plus remarquable qu'ils ont été exposés à la momerie officielle de l'entourage. En fait, si David Nettleship a contribué considérablement à la guerre de mots sur l'avenir du détroit de Lancaster et des autres splendeurs du Nord canadien, il a réussi à le faire sans perdre de vue son objectif principal, tout en nous aidant à mieux comprendre le fonctionnement réel de l'univers marin. Il parle donc maintenant avec cette autorité de la connaissance, si justement soulignée par M.P. McTaggart-Cowan au cours d'une récente entrevue, autorité qui sûrement l'emportera en fin de compte sur la superficialité caractéristique d'une bonne partie des travaux écologiques réalisés dans le Nord avec des budgets non renouvelés.

Les travaux décrits dans cet ouvrage constituent un parfait exemple de ce que devraient être des études de base. Grâce à eux, il sera relativement facile aux chercheurs qui reprendront ces études dans 20, 40 ou 100 ans de comparer la situation de certains systèmes biologiques du détroit de Lancaster au XXI^{e} siècle avec les conditions qui régnaient en 1975-1977. De telles occasions sont malheureusement trop rares. L'attention méticuleuse apportée à la description, l'exécution et la conclusion des divers travaux rend certaines parties de cet ouvrage un peu fastidieuses, même pour les initiés. Bien sûr, les auteurs adressent leurs écrits tout autant aux chercheurs de l'avenir qu'à leurs contemporains.

Dans les années 1950, Leslie Tuck a introduit dans ses études originales sur les colonies d'oiseaux des mers septentrionales ce mélange particulier de curiosité et d'enthousiasme débordant qui lui a permis de surmonter tous les obstacles physiques, financiers et bureaucratiques auxquels se heurte la recherche dans les régions éloignées. Alors qu'il a presque toujours travaillé seul, la recherche écologique est devenue, vingt ans plus tard, une affaire d'équipe. Tony Gaston et David Nettleship reconnaissent l'excellence du travail accompli par leurs collaborateurs, dans des conditions souvent pénibles. C'est leur détermination et leur habileté qui ont rendu possible la présente publication, en dépit d'une nouvelle levée d'études qui aurait pu réduire au silence des chercheurs moins déterminés.

Préface

La Marmette de Brünnich (*Uria lomvia*) est un oiseau de mer dont l'adaptation biologique est très marquée ; il était considéré naguère comme l'un des plus populeux du monde (Tuck, 1961). Toutefois, les espèces qui se sont ainsi adaptées et qui ont besoin d'un environnement limité et souvent fixe, sont très vulnérables car leur évolution est telle qu'elles ne peuvent s'acclimater à un milieu dont les conditions se transforment rapidement. La Marmette de Brünnich fait partie de ces espèces.

L'importante dépopulation (de 20 à 40 %) qui semble s'être produite dans une grande partie de l'aire de reproduction de la Marmette de Brünnich (d'après les études récentes d'Evans et Waterston, 1976 ; Nettleship, 1977*a* ; King *et al.*, 1979 ; Salomonsen, 1979) suscite une vive inquiétude quant à l'avenir de cette espèce. Elle a subi une forte mortalité, tant dans les limites qu'en dehors de la période de reproduction, à cause de facteurs qui sont apparus au cours des 30 dernières années ou dont l'influence a considérablement augmenté depuis. Ces facteurs affectent les oiseaux directement (p. ex., la chasse, la noyade dans les filets de pêche, le mazoutage et les perturbations) et indirectement (p. ex., la contamination par les produits chimiques toxiques, l'expansion de la pêche commerciale et autres activités susceptibles de réduire les réserves alimentaires). L'avenir des populations de la partie ouest de l'Atlantique Nord est particulièrement précaire car de vastes régions de l'Arctique canadien et de l'ouest du Groenland sont menacées par l'exploration pétrolière hauturière et l'augmentation du transport de produits pétroliers, y compris les opérations de forage en cours et prévues dans les eaux voisines des grandes colonies (p. ex., les détroits de Lancaster et de Jones, le sud du détroit de Davis et le détroit d'Hudson). La décimation d'une espèce dont la productivité effective est faible et les menaces qui planent sur des régions marines vulnérables ne peuvent qu'être déplorées par ceux qui veulent maintenir la richesse et la diversité des écosystèmes marins. Voilà un grand défi pour les pays responsables du bien-être des oiseaux de mer et des autres organismes qui habitent les océans Arctique, Atlantique et Pacifique.

Les recherches effectuées à l'Île Prince-Léopold ont été conçues et entreprises par D.N.N., dans le cadre d'un important programme d'étude du SCF sur la répartition et l'écologie des oiseaux de mer de l'est du Canada. D'une période prévue de cinq ans, l'étude sur le terrain devait commencer en 1975 et se terminer en 1979 ; elle a cependant dû être ramenée à trois ans, soit de 1975 à 1977, à cause de restrictions budgétaires. L'étude sur la Marmette de Brünnich a été supervisée par D.N.N., et A.J.G. fut responsable des travaux sur le terrain. Nous avons tenté de rassembler le plus de données possible sur la biologie de la reproduction et les besoins écologiques des Marmettes de Brünnich en un endroit donné du détroit de Lancaster, qui ouvre la voie au passage du Nord-Ouest. Nous nous intéressions principalement aux aspects écologiques et comportementaux susceptibles de nous aider à prévoir les répercussions des changements environnementaux, en particulier ceux résultant d'activités humaines, et nous avons accordé une attention spéciale à l'évaluation des méthodes en vue d'élaborer des lignes directrices devant servir à d'autres chercheurs. L'étude nous a amenés à émettre des hypothèses sur ce que signifie l'adaptation de plusieurs aspects de l'écologie de l'espèce, et nous espérons que ces hypothèses favoriseront l'émergence de nouvelles idées vérifiables sur le terrain.

L'idée d'étudier les oiseaux de mer de l'Île Prince-Léopold a germé en 1972, et les objectifs visés (Nettleship, 1977*b*) semblaient alors réalisables. Le travail de documentation sur la fréquentation de la colonie, sur la période de reproduction, la performance reproductrice, l'écologie de

l'alimentation et les variations interannuelles de ces paramètres, a été une tâche simple et aisée jusqu'à ce que l'étude soit entreprise en 1975. C'est alors que le projet est apparu dans toute sa complexité. Nous avons découvert de fortes variations intracoloniales dans la période et le rendement de la reproduction, le taux de croissance des oisillons, le rythme d'alimentation, le rythme d'arrivée des oiseaux non reproducteurs et le rapport entre le nombre de couples reproducteurs et la population de la colonie. Cette éventualité ne nous était pas apparue au départ, car nous considérions qu'une espèce se reproduisant dans des conditions relativement imprévisibles et changeantes était caractérisée surtout par des variations interannuelles. L'entrée en scène de variations intra-annuelles importantes venait modifier le caractère de l'étude et limiter le degré de généralisation permis par une analyse des résultats fondée seulement sur quelques sites (ou secteurs d'étude) dans une vaste colonie. Nous espérons que la population échantillonnée pour déterminer la période et la réussite de la reproduction et la fréquentation de la colonie reflète ces variations internes, mais les populations étudiées pour évaluer la croissance et le rythme d'alimentation des oisillons étaient inévitablement petites en raison de l'inaccessibilité des petits (l'escalade de la plupart des falaises de reproduction était trop dangereuse).

Nous avons connu d'autres difficultés. La fragilité et la friabilité des falaises ont empêché le marquage d'un grand nombre d'adultes et, par conséquent, l'étude du taux de survie du groupe. Nous n'avons obtenu que très peu de données sur le régime alimentaire des adultes car la plupart des oiseaux examinés avaient l'estomac vide, probablement à cause des longues distances qu'ils doivent parcourir pour revenir dans l'île et d'une digestion rapide. Enfin, pour des raisons financières, nous n'avons pu effectuer que de brefs relevés de la distribution des oiseaux en mer en vue d'étudier l'utilisation de l'habitat marin ; en fait, cette activité n'a duré que dix jours sur les trois saisons de l'étude (1975-1977).

Les chapitres ont été ordonnés de manière qu'ils puissent être lus indépendamment et sans exiger trop de renvois, ce qui explique certaines répétitions et un ordre inhabituel de présentation de quelques sujets. Nous avons ainsi voulu grouper ces derniers en un ensemble cohérent et interdépendant afin de mieux discerner le cycle évolutif et la reproduction des Marmettes de Brünnich de l'Île Prince-Léopold. Les chapitres apparaissent donc dans un ordre à peu près correspondant au cycle biologique de l'espèce étudiée.

Au Chapitre I, nous faisons une description générale de la région étudiée et de la démarche adoptée. Le Chapitre II porte sur la fréquentation de la colonie et les comportements des oiseaux selon les divers groupes d'âge ; les méthodes de recensement des reproducteurs sont également exposées. Le Chapitre III est une analyse de la période de reproduction et du degré et des facteurs du rendement reproductif, sur une base intra- et interannuelle. Le Chapitre IV décrit la grosseur et la couleur des oeufs, ainsi que la croissance et le régime alimentaire des oisillons. Le Chapitre V porte sur la morphologie et le régime alimentaire de l'adulte et sur le ravitaillement de la colonie. Enfin, au Chapitre VI, nous tentons de faire l'intégration et la synthèse des données présentées aux chapitres précédents, et de donner un aperçu général des propriétés biologiques de la Marmette de Brünnich dans le détroit de Lancaster, des facteurs précis qui déterminent et limitent ses activités, et de nos prévisions.

Les annexes fournissent des détails sur certains aspects importants de l'étude (p. ex., des photographies des secteurs d'étude) et sur la majeure partie des données brutes (recensements quotidiens, performance reproductrice, conditions climatiques, etc.) rassemblées pendant les trois années de l'étude. Les objectifs visés sont les suivants : 1) établir une base complète pour le

recensement précis des populations de marmettes (nombre, statut et productivité des individus), à courte et à longue échéance, afin de permettre aux biologistes et aux gestionnaires de la faune de découvrir les problèmes particuliers à l'espèce et les facteurs naturels et anthropiques influant sur son comportement ; et 2) permettre des comparaisons directes avec des peuplements étudiés ailleurs et employer les données pour réexaminer, développer ou mettre à l'essai de nouvelles notions.

Anthony J. Gaston

Service canadien de la faune
Environnement Canada
Ottawa (Ontario)
K1A 0E7

David N. Nettleship

Unité de recherche sur les oiseaux de mer
Service canadien de la faune
Institut d'océanographie de Bedford
Dartmouth (Nouvelle-Écosse)
B2Y 4A2

Summary

The original idea of a study of the Thick-billed Murres of Prince Leopold Island was conceived in 1972. The initial objective of the study was to document attendance at the colony, timing of breeding, breeding performance, feeding ecology and how these parameters varied between years. During the planning stages this seemed a manageable task. However, during the field work we discovered that within-colony variation in timing, breeding success, chick growth rates, feeding rates, rates of arrival of non-breeding birds and ratios of breeding pairs to the rest of the colony was high. Significant within-year variation affected the design of the study and restricted the degree of generalization permissible from an analysis of results based only on a small number of study plots within a large colony.

We encountered other difficulties. The fragile, crumbly cliffs made it impossible to mark large numbers of adults, which precluded studies of survival rates in the group. We only obtained a little information on adult diet as many stomachs examined were empty, probably due to the long distance the birds had travelled to return to the island and the rapid rate of digestion. Finally, economics dictated that we were only able to obtain brief glimpses of the distribution of birds at sea to determine patterns in the use of marine habitats.

The chapters appear in a sequence roughly corresponding to the biological cycle of the species studied. In Chapter I, we identify the general features of the study area and our approach to the investigation. Chapter II describes the pattern of attendance at the colony and associated behaviours displayed by the various age cohorts; we also outline the methods used to determine the size of the breeding population. In Chapter III, we analyse the timing of breeding and the levels and determinants of reproductive success both within and between years. Chapter IV describes egg size and colour, and features of chick growth and diet. Chapter V reviews the morphology and diet of adults, and outlines foraging and food-finding characteristics of the population. In Chapter VI, we integrate and synthesize the information given in the preceding chapters in order to provide an overall view of the relationship between the Thick-billed Murres and their environment.

The appendices include details of critical parts of the study (e.g. study plot photos) and much of the raw data (daily counts, breeding performance, climatic conditions, etc.) gathered over the 3 years of study.

Remerciements

Nous sommes très reconnaissants à Hugh Boyd, dont le jugement et les efforts ont permis la mise sur pied du programme du Service canadien de la faune (SCF) sur les oiseaux de mer ; l'intérêt qu'il a manifesté nous a stimulés intellectuellement tout au long de cette étude. Nous exprimons également notre gratitude pour l'appui et l'encouragement fournis par Joseph E. Bryant, qui était notre directeur régional au début du programme de recherches sur les oiseaux de mer, et notamment au stade initial des recherches dans le détroit de Lancaster. Nous remercions également James Inder, notre directeur régional actuel, à qui l'on a confié la responsabilité du projet de l'Île Prince-Léopold peu de temps avant son terme.

Nous n'aurions pu rassembler les données nécessaires à l'analyse des marmettes sans l'apport enthousiaste des techniciens travaillant sur le terrain. Viennent en tête de liste Barbara Dodge et Roderick Forbes, qui ont apporté une contribution exceptionnelle pendant deux des trois années de l'étude de la marmette. En outre, nous tenons à remercier Stuart Tingley pour le dénombrement des colonies à partir des données obtenues en 1976 et 1977 et pour son travail sur le terrain. Frank Brazeau, Jonathan Field, Donald Fillman, Henk P.L. Kiliaan, Erick Greene, Anne Linton, Paul Madore, Michael Malone, Trudy Mullin, Angela Nettleship, Margo Taylor, Philip Taylor et Eric Verspoor ont également pris part aux travaux sur le terrain.

Nous remercions particulièrement George D. Hobson, Fred Alt, Frank P. Hunt et leur personnel pour le soutien logistique et aérien qu'ils nous ont assurés dans le cadre de l'Étude du plateau continental polaire, Énergie, Mines et Ressources Canada. Il faut souligner tout spécialement le travail incessant et l'apport généreux de George Benoît, Émile Gravelle, Lief Lundgaard et William Presley au campement de base. Les pilotes Russel Bromberry, Patrick Doyle, Duncan Grant et Kenneth Lee ont apporté une contribution inestimable à bord de leur *Twin Otter* pour l'approvisionnement du campement et l'exécution des relevés aériens au-dessus du détroit de Barrow et des eaux environnantes.

Edward H. Grangier, Ali Mohammed et Judy Fournier ont examiné et identifié les invertébrés trouvés dans le contenu stomacal des marmettes, et Donald E. McAllister a identifié les espèces de poissons faisant problème. L'aide de David M. Porteous nous a été indispensable dans l'utilisation de l'ordinateur de l'université Dalhousie. Nous avons également profité de l'assistance et des renseignements fournis par Michael S.W. Bradstreet, Rolph A. Davis et Stephen R. Johnson ; ils nous ont fait part, en particulier, de leurs observations inédites sur la distribution et les habitudes alimentaires des oiseaux de mer. L'Institut d'océanographie de Bedford, du ministère des Pêches et des Océans, nous a fourni d'excellents services de soutien : Arthur D. Cosgrove (Services graphiques) a supervisé la production de toutes les figures, et le traitement des films et des photographies a été effectué par Roger Bélanger, Norman Fenerty et Betty Gidney (Services photographiques). Ellen McDonald (Services de dactylographie) a supervisé la transcription de plusieurs ébauches du manuscrit dactylographiées, pour la plupart, par Christine Behan et Olive Ross.

Nous voulons également exprimer notre gratitude aux nombreux collègues et amis qui ont pris le temps de lire certaines parties ou la totalité du manuscrit et apporter leurs observations. Anthony J. Erskine a fait la lecture des ébauches successives de tous les chapitres et formulé des recommandations valables pour la révision du manuscrit. Timothy R. Birkhead et Euan K. Dunn ont également lu tout le manuscrit et apporté de nombreuses suggestions utiles. Nous sommes très reconnaissants aux personnes suivantes

qui ont révisé certains chapitres et qui nous ont fourni de précieux conseils : Ruth E. Ashcroft, Hugh Boyd, Michael S.W. Bradstreet, Richard G.B. Brown, David K. Cairns, F. Graham Cooch, Peter G.H. Evans, Peter Hudson, Stephen R. Johnson, Christopher M. Perrins, G.E. John Smith et Stephen Wendt.

Enfin, nous exprimons notre vive reconnaissance à notre collaboratrice, et non la moindre, Joyce Dagnall, dont les services ont été indispensables pendant toutes les étapes de la rédaction de ce rapport, à partir des ébauches dactylographiées jusqu'à la coordination de la transcription du rapport définitif et la lecture d'épreuves de tout le manuscrit. Angela Nettleship a aussi corrigé les épreuves à diverses phases de la réalisation du document. Nous sommes aussi très reconnaissants envers Eleanor L. Kulin, du SCF, qui a supervisé avec soin et intérêt la rédaction de la version définitive et la publication de cette monographie.

Le financement de la présente étude a été assuré en majeure partie par le << Programme de recherches sur les oiseaux de mer du Nord >> du Service canadien de la faune, ainsi que par l'Étude du plateau continental polaire et le Projet de pipeline des îles de l'Arctique.

Chapitre I Introduction

1. Données de base

En 1971, le Service canadien de la faune (SCF) a lancé une étude d'ensemble des espèces d'oiseaux de mer de l'est de l'Arctique canadien et incluant l'Île Prince-Léopold (Nettleship, 1977*a*, *b*). L'objectif global visait à recueillir des données à partir desquelles il serait possible de fonder les évaluations sur la fluctuation de densité des populations, les variations de la biomasse, et la demande bioénergétique des populations d'oiseaux de mer, surtout en fonction de la saison de reproduction. Ces évaluations sont indispensables pour connaître les besoins écologiques essentiels à la réussite de la reproduction chez les oiseaux de mer et pour mieux comprendre la structure et la fonction des écosystèmes marins dans les régions septentrionales. De plus, il est nécessaire de disposer de ces informations sur-le-champ afin de répondre aux questions touchant les répercussions de l'expansion industrielle (particulièrement le forage hauturier et le transport) qui se fait dans l'Arctique, sur les populations d'oiseaux de mer et sur les vertébrés et les invertébrés dont ils se nourrissent.

L'étude a surtout porté sur la Marmette de Brünnich (*Uria lomvia*) et sur le Fulmar boréal (*Fulmarus glacialis*). Leur schème de distribution et leur abondance nous permettent de considérer ces deux espèces comme des baromètres de la santé des populations d'oiseaux de mer en général et des variations dans les composantes critiques du cycle alimentaire actuel et dans les interrelations des principales espèces de l'est de l'Arctique canadien.

Cette monographie porte sur un aspect de l'étude d'ensemble : la recherche effectuée de 1975 à 1977 sur la Marmette de Brünnich de l'Île Prince-Léopold. Nous examinons tous les aspects de la biologie de la reproduction de cette espèce afin de bien comprendre ses besoins environnementaux tant intra-annuels qu'interannuels. Nous indiquons aussi comment améliorer les techniques de recensement utilisées pour surveiller les changements éventuels dans le nombre des oiseaux, pour interpréter les données de recensements antérieurs, et pour établir des mesures de conservation.

Fondamentalement, la conception de cette étude était basée sur la probabilité d'opérations pétrolières et gazières d'envergure dans la région du détroit de Lancaster, et sur la grande vulnérabilité des marmettes à la contamination et à l'extermination par des hydrocarbures déversés en mer. C'est pourquoi nous avons dû repérer précisément les aires d'alimentation éloignées des colonies et comprendre à fond la distribution pélagique des marmettes dans la région des détroits de Barrow et de Lancaster.

Une étude générale sur la biologie de la Marmette de Brünnich a été faite par Tuck (1961). Il a alors évalué à 20 millions la population totale mondiale de ces oiseaux, dix millions d'entre eux fréquentant la partie ouest de l'Atlantique où ils se répartissent en proportions égales entre l'est de l'Arctique canadien et la côte ouest du Groenland pendant la saison de reproduction. Des relevés récents indiquent que l'espèce aurait connu un déclin marqué au cours des 20 dernières années, tant dans l'ouest du Groenland (Joensen et Preuss, 1972 ; Evans et Waterston, 1976 ; Salomonsen, 1979) que dans l'est de l'Arctique canadien (Brown *et al.*, 1975 ; Nettleship, 1977*a* ; Gaston et Nettleship, 1980). Le tableau 1 renferme les évaluations révisées des populations et ces nouvelles données indiquent une population reproductrice totale d'environ 2,3 millions de couples, dont 56 % se reproduisent au Canada et le reste dans l'ouest du Groenland. L'importance que constituent, pour cette espèce, les très grosses colonies est mise en évidence par le fait que les sept colonies de 100 000 couples ou plus d'oiseaux reproducteurs

représentent 83 % de la population reproductrice totale de Marmettes de Brünnich dans l'ouest de l'Atlantique. Il est donc urgent d'en connaître davantage sur les besoins écologiques fondamentaux de cette espèce marine hautement adaptée afin de comprendre la signification biologique des changements dans le nombre des marmettes pour l'ensemble de leur aire de répartition tant à courte qu'à longue échéance, et pour mettre en place les mesures de conservation qui s'imposent. Cette recherche tente de fournir une partie de l'information de base à partir de laquelle il sera possible d'élaborer des plans de gestion visant à assurer le bien-être des populations d'oiseaux migrateurs fréquentant les eaux septentrionales.

Tableau 1
Colonies et peuplements de Marmettes de Brünnich dans l'ouest de l'Atlantique*

Colonie	Nombre de couples reproducteurs	Région	Total par région (couples reproducteurs)
Est de l'Arctique canadien			
Île Coburg	160 000	Détroit de Lancaster	406 000
Île Prince-Léopold	86 000		
Cap Hay, Île Bylot	140 000		
Cap Graham Moore, Île Bylot	20 000		
Baie Reid, île Baffin	200 000	Est de l'île Baffin	200 000
Île Hantzsch	50 000	Détroit d'Hudson	665 000
Île Coats	15 000		
Détroit de Digges, deux colonies	300 000		
Île Akpatok deux colonies	300 000		
Groenland ouest			
Île Carey	10 000	Groenland ouest	1 036 000
Île Saunders	100 000		
Agpat	50 000		
Agparssuit	727 500		
Qaersorssuaq	13 500		
Île Sagdleq	75 000		
Île Arveprinsens	25 000		
Petites colonies	35 000		
Côte atlantique du Canada	2 500	Côte atlantique du Canada	2 500
Total de la population reproductrice (couples reproducteurs)	2 309 500		

* Il s'agit seulement de couples reproducteurs, et non pas des juvéniles ou des autres non-reproducteurs. Seules les colonies de plus de 10 000 couples sont indiquées par leur nom. Pour plus de détails sur l'origine des calculs, voir Gaston (1980).

2. Région étudiée

2.1. Situation et description

L'Île Prince-Léopold (74°02'N, 90°00'O) se trouve dans l'ouest du détroit de Lancaster, dans les Territoires du Nord-ouest, à 13 km environ du cap Clarence, qui forme le coin nord-est de l'Île Somerset (figure 1). C'est une île oblongue formant un plateau de 11 km sur 8 environ. Elle fait partie d'une pénéplaine soulevée ; son altitude moyenne est de 300 m au-dessus du niveau de la mer.

Les détroits de Lancaster et de Barrow forment un creux aux côtés abrupts et dont l'inclinaison passe graduellement d'une profondeur de 700 m au large de la péninsule Borden, au nord-est de l'Île Baffin, à 140 m au large du côté sud de l'Île Cornwallis. Cependant, le chenal qui sépare l'Île Prince-Léopold du cap Clarence est relativement peu profond (environ 100 m) et d'origine récente (Collin, 1962). L'élévation de la côte nord de l'Île Somerset est relativement faible, et l'on trouve des estuaires peu profonds dans la baie Garnier et l'inlet Cunningham. Par contre, la partie sud de l'Île Devon est bordée, sur presque toute sa longueur, de falaises atteignant les 300 m, et elle est ponctuée de plusieurs fjords profonds dont les baies Radstock et Maxwell sont les plus importantes. Des zones alluviales apparaissent à l'entrée des fjords. La configuration du littoral de la presqu'Île Brodeur est intermédiaire ; les falaises y sont moins élevées et moins abruptes que celles de la partie sud de l'Île Devon, mais on n'y trouve aucune zone alluviale d'importance.

L'Île Prince-Léopold est complètement entourée de falaises verticales d'une hauteur de 245 à 265 m. Du côté est et nord-est de l'île, ces falaises se jettent directement dans la mer, mais du côté sud et nord, elles présentent des éboulis de roches basiques jusqu'à la moitié ou aux deux tiers de leur hauteur (figure 2*a*). À l'extrémité ouest de l'Île, la falaise est séparée en deux étages par une banquette à fort pendage et sa partie inférieure tombe abruptement dans la mer. Aux points nord-est et sud-est de l'île, des flèches de gravier s'étendent de la base des falaises sur une distance d'environ 1 km en formant une pente douce jusqu'au pied des éboulis de roches basiques. L'accès aux plages à partir du sommet du plateau n'est possible qu'aux quelques endroits où celui-ci est raviné par des cours d'eau (figure 2*b*).

2.2. Historique

Le détroit de Lancaster a été découvert et nommé par William Baffin le 12 juillet 1616, au cours de son incroyable voyage d'exploration dans le Nord (Barrow, 1818 ; Taylor, 1955). La géographie du détroit était cependant peu connue et son existence est demeurée incertaine jusqu'à ce qu'il soit redécouvert en 1818 par John Ross. Baffin et Ross avaient tous deux été impressionnés par la richesse biologique de la région.

Mais c'est finalement William Edward Parry qui a pénétré plus avant dans le détroit de Lancaster le 1er août 1819, et qui a constaté l'abondance et la diversité inhabituelles des oiseaux et des mammifères marins dans cette région (Parry, 1821, 1826 ; Fisher, 1821). Le 4 août, Parry a repéré une île qu'il nomma Prince-Léopold << en l'honneur de Son Altesse Royale le Prince Léopold de Saxe-Cobourg >> (Parry, 1821). Comme il n'a pu s'approcher de l'île à cause d'une épaisse banquise, Parry n'y a pas remarqué la présence d'une importante colonie d'oiseaux de mer.

La communauté scientifique n'a essentiellement découvert cette colonie que 139 ans plus tard. Évidemment, les chasseurs inuit savaient que l'île renfermait des ressources fauniques en abondance, comme en font foi les nombreux ossements de baleine et d'autres espèces fauniques qui y ont été

trouvés, sans compter des vestiges d'habitations préhistoriques d'Inuit. Mais ce n'est qu'en août 1958, alors que T.W. Barry du SCF a passé dix jours sur l'île, que l'on a mentionné pour la première fois les colonies de reproduction d'oiseaux de mer (Barry, 1961). Des études menées en 1972 et en 1973 (Nettleship, 1974, 1977*b* ; Nettleship et Smith, 1975 ; Brown *et al.*, 1975) ont confirmé (dans leur ordre d'importance) les évaluations des populations faites originalement par Barry.

2.3. Les populations d'oiseaux de mer

Le détroit de Lancaster est une zone très importante pour la reproduction et la survie d'une grande partie de la population d'oiseaux de mer de l'Arctique supérieur canadien. Plusieurs millions d'oiseaux de mer se reproduisent et passent l'été dans cette région et dépendent de sa productivité biologique pour satisfaire les besoins énergétiques nécessaires à leur croissance, à leur reproduction et à leur survie.

Le Fulmar boréal, le Goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), la Marmette de Brünnich et le Guillemot noir (*Cepphus grylle*) sont les principales espèces que l'on y trouve.

Ces espèces sont grégaires et se concentrent pendant la saison de reproduction aux endroits où elles trouvent simultanément des conditions océanographiques leur assurant des réserves alimentaires suffisantes et accessibles et des falaises constituant des lieux de reproduction acceptables. Les endroits qui, comme l'île Prince-Léopold et les eaux environnantes, présentent ces propriétés sont rares dans l'Arctique canadien (voir aussi les sections 3.2. et 3.4. du présent chapitre).

Des mesures détaillées des populations des cinq espèces qui se reproduisent régulièrement à l'île Prince-Léopold ont été effectuées de 1975 à 1977 (Nettleship, 1977*a*) ; ces évaluations (tableau 2) forment les premières données de base sur le nombre d'oiseaux présents sur l'île.

La colonie des Marmettes de Brünnich se compose, en fait, de deux colonies. La plus grosse occupe la falaise est de l'île sur une longueur d'environ 1 km à partir de la base de la flèche sud, et la plus petite se trouve sur le coin nord-est de l'île (figure 3). Les Fulmars boréaux sont dispersés tout autour de l'île, à l'exception d'une section des falaises nord (figure 3), alors que les Mouettes tridactyles nichent parmi des marmettes dans les colonies de la Falaise Est et de la Flèche Nord, mais on en trouve un plus grand nombre à ce dernier endroit. Les Guillemots noirs sont concentrés à l'extrémité ouest de l'île où ils construisent leurs nids sur les talus et les crevasses des falaises. La population relativement faible des Goélands bourgmestres est dispersée le long du littoral ouest, sud et est de l'île, et l'on en trouve en petites colonies (de 10 à 25 couples) à la base de la flèche sud et dans les clapiers étroits au-dessous de la colonie de la Falaise Est.

Les seules autres colonies d'oiseaux de mer importantes de la région du détroit de Lancaster sont celles des fulmars au cap Liddon (10 000 couples), de l'inlet Hobhouse (25 000 couples), et de la baie Baillargé (30 000 couples). On trouve aussi des peuplements mixtes de marmettes et de mouettes dans l'île Cobourg (160 000 couples de marmettes et 30 000 couples de mouettes), au cap Hay (140 000 couples de marmettes et 20 000 couples de mouettes), et au cap Grahamn Moore, dans le sud-est de l'île Bylot (20 000 couples de marmettes et 3000 couples de mouettes). Les chiffres pour les populations qui se reproduisent ailleurs que dans l'île Prince-Léopold ne sont qu'estimatifs (c'est-à-dire qu'ils sont fondés sur des recensements incomplets ou anciens).

Tableau 2
Nombre et distribution générale des oiseaux de mer reproducteurs de l'île Prince-Léopold, 1975-1977*

Espèces	Nombre de couples reproducteurs	Année du recensement	Distribution
Fulmar boréal	62 000†	1977	Presque partout autour des falaises
Goéland bourgmestre	200‡	1975	Partout autour des falaises
Mouette tridactyle	29 000‡	1975	Deux colonies, falaises S.-E. et N.-E., entremêlées de marmettes
Marmette de Brünnich	86 000†	1976-1977	Deux colonies, falaises S.-E. et N.-E.
Guillemot noir	4 000§	1977	Deux peuplements majeurs sur les falaises O. et N.-O. et petits groupes dispersés ailleurs

* Les chiffres fournis pour chaque espèce ne correspondent qu'au nombre de couples reproducteurs et excluent les juvéniles et les autres non-reproducteurs. Tous les détails des recensements (Nettleship, 1976) sont dans les dossiers de l'Unité de recherche sur les oiseaux de mer du SCF, Institut d'océanographie de Bedford, Dartmouth (N.-E.)
† D'après une étude détaillée de la population.
‡ Ces résultats sont provisoires et l'étude de ces espèces doit être poursuivie.
§ Données estimatives.

2.4. La flore et les autres espèces fauniques

Cinq espèces d'oiseaux terrestres se reproduisent régulièrement dans l'île Prince-Léopold : la Bernache cravant (*Branta bernicla*), l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*), le Labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*), le Grand Corbeau (*Corvus corax*) et le Bruant des neiges (*Plectrophenax nivalis*). Parmi ces espèces terrestres, seuls le Grand Corbeau - dont un ou deux couples réussissent à se reproduire chaque année - et le Labbe parasite - dont le taux de reproduction est très faible - peuvent avoir une certaine signification pour les peuplements d'oiseaux de mer.

La végétation est peu abondante dans l'île et même totalement inexistante en maints endroits. De petites plaques de plantes vasculaires sont dispersées sur les plages et les flèches de gravier (ce sont surtout la saxifrage, la drave, le *Papaver radicatum*, le *Dryas integrifolia*, la *Stellaria laeta*, le céraiste, etc.), mais elles sont très éparses sur le sommet de l'île et pratiquement limitées à un << gazon >> de lichens (p. ex., la *Cladonia*) le long des falaises est, au-dessus de la colonie d'oiseaux de mer. On observe également des buttes couvertes d'un épais gazon et des oxyries digynes sur certaines falaises où les Fulmars boréaux nichent en plus grand nombre.

Aucun mammifère terrestre n'occupe l'Île en permanence, mais il est probable que des caribous de Peary (*Rangifer tarandus pearyi*) et des renards arctiques (*Alopex lagopus*) y viennent quelquefois pendant l'hiver et la période du déglacement. Nettleship *et al.* (1980a) ont effectué une étude générale de tous les oiseaux observés dans l'Île au cours de la présente étude.

Les eaux littorales de l'Île Prince-Léopold semblent très attrayantes pour les mammifères marins pendant l'été, en particulier pour de grands peuplements (au moins 100 individus) de bélugas (*Delphinapterus leucas*), qu'on a souvent observés en train de s'alimenter au large des falaises est. Le narval (*Monodon monoceros*) a également été observé, en moins grand nombre, et, en 1975, le morse (*Odobenus rosmarus*) - jusqu'à 20 individus - s'est manifesté fréquemment en juillet. Pendant les périodes où la glace fixée du détroit de Barrow se rendait jusqu'à l'Île, on a souvent observé des ours blancs (*Ursus marinus*) en train de chasser près de la lisière de glace, où abondaient le phoque annelé (*Phoca hispida*) et le phoque barbu (*Erignathus barbatus*). Ces observations correspondent à celles faites beaucoup plus tôt par Parry (1821, 1826) et Fisher (1821), ce qui indique que les eaux littorales de l'Île ont une vie marine active pendant tout l'été, et cela depuis très longtemps.

3. Milieu physique

3.1. Climat estival

Au cours de l'étude, la température de l'air ne variait que de quelques degrés pendant une même journée ; elle était à son maximum vers 15 h et à son minimum vers 2 h. Pendant les trois années de l'étude, la température quotidienne moyenne variait entre -10°C et +10°C et la moyenne d'ensemble a été de 0°C, de la fin mai jusqu'à la deuxième moitié de septembre (figure 4). Il existait un écart entre la température au niveau de la mer et celle du campement situé au sommet de la falaise, à environ 300 m d'altitude. En de nombreuses occasions, la neige persistait sur la partie supérieure de l'Île alors qu'elle fondait au niveau de la mer, et l'on a enregistré une différence considérable dans la période de floraison des espèces végétales présentes aux deux niveaux.

Les détroits de Lancaster et de Barrow sont balayés par de forts vents (Taylor, 1977) et, la plupart du temps, la vitesse moyenne des vents était de 15 à 20 km/h (figure 4). Les vents d'une vitesse supérieure à 50 km/h n'étaient pas rares. À plusieurs reprises, ils étaient assez forts pour nous empêcher de marcher en direction opposée sur la partie supérieure de l'Île. En 1975 et en 1976, pendant toute la saison, les vents dominants étaient de l'ouest-nord-ouest au nord-ouest, mais en 1977, surtout dans la seconde moitié de la saison, ils étaient du nord-est. Les vents forts étaient souvent accompagnés de pluie verglaçante ou de brumes épaisses qui produisaient du givre blanc sur toutes les surfaces exposées. Les précipitations étaient peu abondantes, mais assez fréquentes. Il tombait de la neige en mai et en juin, puis à partir de la seconde moitié d'août, mais en 1976, on a enregistré une tempête de neige le 13 juillet.

La visibilité était souvent limitée par le brouillard (figure 4). En maintes occasions, le ciel était clair sur la partie supérieure de l'île et la mer environnante, tandis qu'une mince bande de brouillard persistait le long des falaises est. Le brouillard constituait un obstacle à nos observations, particulièrement en 1975 : on a enregistré une visibilité inférieure à 1 km pendant 50 % du temps en juin, juillet et août.

La pression barométrique a baissé constamment en mai, en juin et au début de juillet 1975, puis elle a remonté pendant la seconde moitié de juillet et en août. En 1976, elle fut également élevée en mai, mais elle a subi une forte baisse au début de juin puis a fluctué par la suite. Par contre, en 1977, la pression est demeurée relativement stable pendant toute la saison, même si sa valeur maximale a été enregistrée au début de juin. Les périodes de basse pression coïncidaient avec la présence de vents forts et de brouillard sur l'île, tandis que les pressions élevées apportaient généralement des vents modérés et un temps clair.

En somme, le climat estival (de mai à septembre) de l'île Prince-Léopold est frais et généralement nuageux, avec une fréquence élevée de brouillard, de précipitations (pluie, pluie verglaçante, neige) et de vents forts. L'été le plus frais a été celui de 1976, tandis que les régimes thermiques de 1975 et de 1977 ont été similaires. Certaines données climatiques enregistrées à l'île Prince-Léopold entre 1975 et 1977 sont fournies à l'annexe 2 ; les dossiers climatiques complets sont conservés par le ministère de l'Énergie, des Mines et des Ressources, à Ottawa, dans le cadre de l'Étude du plateau continental polaire.

3.2. Les courants

De forts courants de direction sud dans le détroit de Wellington et de direction est dans le détroit de Barrow en provenance du détroit du Vicomte-Melville convergent dans le détroit de Lancaster et se joignent à un courant de direction ouest le long de la côte sud de l'île Devon (figure 5). Il existe aussi un important échange d'eau vers le sud dans l'inlet Prince-Régent, à partir du détroit de Barrow.

Cette interaction de grands courants d'eau aux environs de l'île Prince-Léopold et dans l'ouest du détroit de Lancaster peut produire une abondance locale de substances nutritives favorables à la production de phytoplancton (Dunbar 1951, 1968, 1977), ce qui expliquerait l'ampleur et la diversité des peuplements d'oiseaux de mer de l'île Prince-Léopold. Les caractères océanographiques du détroit de Lancaster ont été décrits en détail par Bailey (1957) et Collin (1962), et résumés récemment par Milne et Smiley (1978).

La configuration des courants de surface voisins de l'île Prince-Léopold est complexe, car de forts courants d'au moins 2 km/h coulent en direction nord-sud ou sud-nord, selon la marée, le long du littoral est de l'île. Ces courants seraient responsables de l'érosion rapide des falaises est, qui sont sapées considérablement par endroits. Les flèches de gravier proviennent du dépôt de matériaux érodés de ces falaises et sont formées par des tourbillons qui prennent naissance dans les baies situées à l'ouest. On observe également des courants de marée dans les deux directions le long de la côte sud de l'île, bien que le déplacement général des masses d'eau se fasse vers l'est.

3.3. État de la glace

Presque tous les ans, la masse d'eau formée par les détroits de Lancaster et de Barrow et des détroits connexes est entièrement englacée de novembre à mai (Lindsay, 1975). Toutefois, il reste fréquemment une zone d'eau libre, peut-être produite par les courants forts, à l'est de l'île

Prince-Léopold, et d'autres petites polynies au nord-est de l'Île Cornwallis. En règle générale, le déglacement et la position des lisières de glace dans la région sont assez prévisibles. La figure 6 montre la position des lisières de glace et indique la période du déglacement pendant les trois années de l'étude, soit de 1975 à 1977 (Alliston *et al.*, 1976 ; Nettleship et Gaston, 1978). Bradstreet (1979) résume la configuration globale du déglacement et de la position des lisières de glace dans le détroit de Barrow entre 1974 et 1976, tandis que Marko (1977) et Milne et Smiley (1978) traitent de la situation pour tout le détroit de Lancaster.

3.4. Structure des falaises de reproduction

L'Île Prince-Léopold est composée de roches sédimentaires plates du Silurien. Ces roches sont calcaires et les sédiments vont de la marne à l'argilotite à gros grains. La forme du clivage varie selon le type de sédiment ; la plupart du temps, il est bien prononcé le long des plans de stratification, de telle sorte que les roches ont tendance à se fracturer en dalles plates de 1 à 10 cm d'épaisseur. Au sommet de l'île, ces dalles sont en position verticale par endroits à cause des poussées de gel, ce qui donne l'impression que quelqu'un y a planté un champ d'assiettes cassées.

Le clivage horizontal des roches est à l'origine des nombreuses petites saillies où se reproduisent les marmettes (figure 7) et les mouettes. Les falaises est s'érodent très rapidement, et immédiatement après que le sol commence à dégeler en juin, les éboulements deviennent plus fréquents et se poursuivent jusqu'en août, en diminuant d'intensité. Par conséquent, la topographie des falaises se trouve soumise à une altération constante. À cause du danger d'éboulement, il était imprudent de visiter la base des falaises est après la mi-juin et il était également difficile d'escalader les falaises. Presque partout, l'éclatement de la roche sous l'action du froid était si prononcé qu'il nous était impossible de faire une escalade sans provoquer des pluies de roches sur les oiseaux posés plus bas ; le roc ne laissait aucune prise pour les mains. Ces facteurs ont limité l'accès aux corniches de reproduction situées près du sommet des falaises.

4. Techniques d'étude

Le campement de base était situé sur la partie supérieure du coin sud-est de l'Île Prince-Léopold, à quelques centaines de mètres de la principale colonie de marmettes (figure 3). L'équipe a travaillé sur le terrain du 18 mai au 24 septembre 1975, du 5 mai au 25 septembre 1976, et du 2 juin au 22 septembre 1977. Pour toutes les études spécifiques, le nombre de membres de l'équipe variait de cinq à huit selon les années ; c'est en 1976 que l'équipe a été la plus nombreuse, année où fulmars, mouettes et marmettes ont fait l'objet d'une étude intensive. Le programme d'étude de la marmette a employé deux personnes à plein temps en 1975 et trois en 1976 et 1977. Ainsi, au cours de deux des trois années de l'étude, des observations ont été faites tôt en mai, et chaque année de l'étude, les travaux se sont poursuivis après l'émigration (l'exode d'automne) des adultes et des oisillons.

L'observation des activités de reproduction des marmettes s'est faite au sol dans des secteurs d'étude précis (voir ci-dessous), et en mer à partir d'embarcations. Pendant chacune des trois saisons, nous avons étudié : 1) la distribution et l'abondance de la population, et la fréquentation de la colonie ; 2) la période de reproduction et le rendement reproducteur ; et 3) les habitudes alimentaires et d'approvisionnement. La collecte et l'analyse des données sur la reproduction et le recensement des peuplements de couples reproducteurs étaient basées sur des méthodes établies par Nettleship (1976) et revues plus récemment par Birkhead et Nettleship (1980). L'objet du

recensement était de déterminer la population totale de couples reproducteurs et d'établir un système de surveillance permettant de détecter et de mesurer précisément ses variations futures. Afin d'aider à l'évaluation et à la comparaison des données collectées dans d'autres colonies ou au cours des années ultérieures, nous avons tenté de normaliser les méthodes utilisées, bien que certaines modifications aient été jugées nécessaires d'après l'expérience acquise pendant la première saison. Le programme portait sur trois saisons afin que nous puissions obtenir un certain aperçu de l'ampleur des variations interannuelles des diverses variables mesurées. Les observations ont eu lieu dans un certain nombre de secteurs d'étude dispersés le long de la falaise est afin de déterminer les différences entre les oiseaux de diverses parties de la colonie.

Au début de l'étude, en mai 1975, nous avons utilisé des hélicoptères pour faire le relevé des falaises de reproduction utilisées par tous les oiseaux de mer. Ces observations aériennes, combinées aux observations faites avant la ponte à partir du sol et d'embarcations, nous ont permis de cartographier la distribution générale des peuplements aviens se reproduisant sur les falaises de l'Île (figure 3) et de repérer les secteurs propices à une étude détaillée le long de la Falaise Est (figure 8). À l'intérieur de ces grands secteurs de reproduction, tous désignés par une lettre (c'est-à-dire de AA à Z), nous avons choisi des secteurs plus petits pour l'étude de chaque espèce, lesquels ont servi à la collecte de données sur la période de reproduction, le nombre de couples reproducteurs (densité) et la réussite de la reproduction des couples pour chacun de ces secteurs. Lorsqu'un même cap regroupait plusieurs secteurs d'étude, chacun de ces secteurs était désigné par un code qui correspondait à la lettre identifiant ce cap (par ex., les secteurs G1, G4, etc.). Les parois des falaises étaient désignées par la lettre correspondant au cap et par leur orientation (par ex., S_s = S, paroi orientée vers le sud ; S_n = S, paroi orientée vers le nord, etc.). L'ouvrage de Nettleship (1977*b*) décrit la démarche globale employée ; les détails précis des méthodes utilisées à chaque phase de l'étude des marmettes sont exposés dans les divers chapitres.

En 1975, nous avons délimité 15 secteurs le long de la Falaise Est pour étudier les marmettes avant la ponte. Bien qu'il ait été prévu de prélever un échantillon représentatif des diverses parties de la colonie (c'est-à-dire une série de secteurs d'étude qui décrirait le plus complètement possible l'éventail des conditions de reproduction de cette espèce), nous avons constaté que seuls les secteurs du tiers supérieur des falaises étaient assez proches pour permettre une observation satisfaisante. C'est pourquoi, en juin 1975, nous avons choisi douze secteurs d'étude (figure 8) parmi les quinze secteurs originaux, afin de relever tous les types de corniches et les différentes conditions de reproduction et de grouper de cinquante à cent couples reproducteurs par secteur. Cependant, le secteur d'étude S1, où la visibilité était exceptionnellement bonne sous n'importe quelle condition atmosphérique à cause de sa proximité, a été délibérément agrandi -- il contenait environ 170 couples -- afin que nous puissions y faire certaines observations lorsque le mauvais temps (c'est-à-dire quand la visibilité était réduite à cause du brouillard et/ou de la poudrerie) nous empêchait d'étudier la plupart des autres secteurs. La fréquentation quotidienne de la colonie a été enregistrée dans les douze secteurs en 1976 et 1977, mais en 1975, un manque de ressources humaines a restreint l'étude à neuf secteurs, dont seuls les secteurs G1 et G4 furent étudiés régulièrement. La réussite de la reproduction n'a été déterminée que dans sept des douze secteurs (G1, G4, N, Q1, Q4, S1, U).

Afin d'assurer une répétition exacte des comptages et des observations de prolificité, tous les secteurs d'étude ont été photographiés et reproduits sur des agrandissements en noir et blanc de 20 x 25 cm, et l'emplacement des points d'observation et de photographie a été marqué à l'aide d'amas de pierres permanents sur le sommet des falaises. La figure 8 montre la position générale des secteurs d'étude mentionnés dans le texte, et l'annexe 1 renferme la photo de chaque secteur avec la position précise des couples reproducteurs de marmettes. Chaque site est indiqué sur les photographies des secteurs d'étude par un indicatif (S1/56 = secteur d'étude S1, couple de marmettes n°56, etc.). En 1975, les sites n'ont été numérotés que lorsque nous y observions des oeufs (étant donné que le statut des oiseaux dans chaque secteur d'étude était inconnu). Toutefois, ils ont été renumérotés en 1976 de telle sorte que l'ordre des chiffres se suive le long des corniches, ce qui facilitait de beaucoup le repérage d'un site particulier.

La falaise où se trouve la principale colonie de marmettes est fortement échancrée et comprend beaucoup de petits caps qui forment parfois des piliers isolés (figure 8). Cette caractéristique a grandement facilité les observations car, en de nombreux endroits, on pouvait apercevoir directement les oiseaux d'un cap à partir du cap opposé. Deux écrans de contreplaqué ont été érigés dans les secteurs d'étude S1 et Q en 1975, un troisième a été installé dans le secteur G en 1976 et un autre dans le secteur U en 1977. Ces écrans de bois nous ont permis de poursuivre nos observations dans des conditions météorologiques qui, autrement, les auraient rendues impossibles ou inutiles.

Des relevés aériens des étendues d'eau entourant l'Île Prince-Léopold ont été effectués à cinq reprises en 1976 (en août et en septembre) et à trois reprises en 1977 (en juin, juillet et août) afin de connaître la distribution des oiseaux en dehors des aires de reproduction et de repérer les aires d'alimentation importantes pendant la période cruciale de l'élevage des oisillons (Nettleship et Gaston, 1978). Des données sur la distribution des oiseaux en mer dans le détroit de Barrow ont également été obtenues au cours de relevés aériens similaires exécutés pendant les étés de 1974 (Davis *et al.*, 1974) et de 1975 (Aliston *et al.*, 1976) et d'études faites en 1976 aux lisières de glace de la baie Allen et du détroit de Wellington (Bradstreet, 1977). Bradstreet (1979) a étudié la distribution des oiseaux en mer au printemps (du 1er juin au 20 juillet), de 1974 à 1976, dans le détroit de Barrow. Ce même auteur (1976, 1977) a fourni des données sur le régime alimentaire des marmettes adultes à partir d'échantillons prélevés dans leurs aires d'alimentation en 1976, dans les parties sud et ouest du détroit de Lancaster.

Les méthodes statistiques sont celles de Siegel (1956) pour les essais non paramétriques, et de Sokal et Rohlf (1969) pour les essais paramétriques. Nous avons eu recours au programme de l'Ensemble de programmes statistiques relatif aux sciences sociales (Nie *et al.*, 1975) pour l'analyse des régressions linéaires multiples et la confection de tableaux à deux et trois entrées sur le rendement reproductif des oiseaux en fonction des caractéristiques des aires de reproduction (voir le Chapitre III) et pour d'autres analyses nécessitant le traitement de masses de données.

Chapitre II La colonie : fréquentation et comportement

1. Introduction et méthodes

La mise au point de techniques de dénombrement qui produisent des résultats cohérents compte parmi les besoins les plus pressants du domaine de la gestion des populations d'oiseaux de mer. La taille de nombreuses colonies présente déjà des difficultés, et, dans le cas des marmettes, qui ne construisent pas de nid, la définition juste du terme << oiseau reproducteur >> pourrait donner lieu à des interprétations subjectives. Nos objectifs à l'île Prince-Léopold consistaient à : 1) effectuer un dénombrement précis de l'effectif, 2) étudier des méthodes de surveillance des tendances démographiques par l'établissement de secteurs d'étude représentatifs, et 3) examiner tous les aspects des facteurs comportementaux et environnementaux influant sur la fréquentation de la colonie et, par conséquent, sur l'interprétation des dénombrements.

Le bris des oeufs et l'amincissement des coquilles sont deux phénomènes reliés à de fortes teneurs en produits chimiques toxiques dans les oeufs et le corps des adultes. Chez la Marmette commune, l'amincissement des coquilles est apparu en Californie, probablement à cause d'une contamination par des toxiques (Gress *et al.*, 1971). Dans certains cas, le comportement aberrant des oiseaux reproducteurs a pu être attribué à des concentrations élevées de toxiques, et cette constatation a peut-être aidé à faire le rapprochement entre les substances toxiques et le bris des oeufs (Ratcliffe, 1970 ; Wiemeyer et Porter, 1970 ; Presst et Ratcliffe, 1972). C'est pourquoi nous désirions recueillir des données fondamentales sur le comportement des marmettes de l'île Prince-Léopold, données qui fourniraient une base de comparaison si, plus tard, la baisse du succès de la reproduction était imputée à la présence de toxiques.

Ainsi, nos observations sur le comportement ont été conçues de façon à compléter les données sur l'écologie de l'espèce, et visaient les objectifs suivants :

1) surveiller les fluctuations des populations de marmettes des colonies de l'île Prince-Léopold selon l'époque de l'année, l'heure de la journée et les conditions météorologiques, afin de permettre une interprétation juste des données de dénombrement ;
2) déterminer les rôles respectifs des oiseaux reproducteurs et non reproducteurs en décelant les variations de l'effectif ;
3) recueillir, sur la fréquence de certains comportements, des données de base qui seraient utilisées ultérieurement à des fins comparatives à l'île Prince-Léopold ou à un autre endroit ;
4) étudier la fréquence de l'agression intraspécifique au sein de la colonie et par rapport à la performance reproductrice ; et
5) examiner le rôle des deux sexes au cours du cycle de reproduction.

En 1975, la plupart des observations visaient à fournir des données sur la fréquence moyenne de divers types de comportement au sein de la population, tandis qu'en 1976 et plus particulièrement en 1977, elles devaient servir à noter le comportement d'individus au statut bien connu. Les observations sur le comportement avant la ponte ont été effectuées surtout en 1975, tandis que celles sur le rôle des sexes ne l'ont été que pendant la seconde moitié de la saison de 1977.

1.1 Fréquentation de la colonie

Les variations saisonnières de l'effectif de la Falaise Est ont été consignées quotidiennement au moyen de dénombrements effectués entre 17 h et 19 h dans les secteurs d'étude G1 et G4 en 1975, et dans les secteurs G1, G4, M, N, Q1, Q3, Q4, S1, S2, S3, S4 et U en 1976 et 1977 (voir l'annexe 3). La

variation diurne de la fréquentation a été mesurée au moyen de dénombrements effectués toutes les trois heures en 1975 et toutes les deux heures en 1976 pendant une période de 24 heures. Ces dénombrements ont été faits une fois pendant la pré-ponte en 1976, et pendant l'incubation et l'élevage des jeunes en 1975 et 1976. De plus, des films image par image à raison d'un photogramme par minute pendant 24 heures ont été réalisés tous les dix jours dans le secteur S1 au cours des saisons de 1976 et de 1977. Les dénombrements ont été effectués à l'aide d'un appareil de montage cinématographique après la campagne d'observation.

1.2. Comportement

Des observations ont été faites quotidiennement dans le secteur G3 entre le 3 et le 20 juin 1975, soit pendant la pré-ponte. Elles ont été réalisées à l'aide d'une lunette de repérage. Afin d'uniformiser la taille de l'échantillon, le grossissement de l'instrument a été réglé de façon que le champ de vision comprenne environ 200 oiseaux à la fois. Le nombre d'oiseaux a été compté au début et à la fin de chaque observation, et des dénombrements ont aussi été effectués au même moment dans les secteurs G1 et G4 pour connaître la proportion de la population, établie par les dénombrements quotidiens, présente au cours de chaque observation (le secteur G3 n'a pas été inclus dans les dénombrements quotidiens parce que la grande densité des oiseaux y a rendu le comptage difficile).

Les observations ont duré de 15 à 75 minutes ; pendant ces périodes, le nombre d'arrivées d'individus, de copulations, d'essais de copulation et de combats ont été relevés. Ces observations et d'autres semblables ont été effectuées à des intervalles réguliers (environ tous les 3 jours) tout au long de la saison de reproduction de 1976.

En 1975, les observations sur le comportement au cours de l'incubation et de l'élevage ont été effectuées tous les cinq jours pendant 24 heures dans le secteur d'étude S1, d'abord à toutes les deux heures puis de façon continue après le 14 août. En 1976, les observations n'ont été réalisées que pendant l'élevage, entre 8 h et 20 h tous les cinq jours. En 1977, les observations ont été effectuées simultanément dans les secteurs S1 et U tous les trois jours, entre 14 et 18 h, pendant l'incubation et l'élevage. Trois observateurs se sont relayés en 1977 afin d'éviter la possibilité d'erreurs lors de la comparaison entre les secteurs. Les mêmes méthodes de collecte des données ont été utilisées pendant les trois années (voir l'annexe 4).

Les paramètres consignés pendant la pré-ponte ont été les mêmes que ceux des périodes d'incubation et d'élevage, sauf que le moment des arrivées à des sites occupés et celui des relèves a été arrondi à la minute. En 1977, deux observateurs effectuant simultanément des observations au secteur S1 ont inscrit le moment des départs à des sites choisis ; la durée totale du séjour de chacun des partenaires des couples a ainsi pu être calculée. Les arrivées d'<< explorateurs >> ont été inscrites à l'aide d'un compteur manuel, et les totaux ont été consignés toutes les heures (les critères utilisés pour distinguer les occupants d'un site des explorateurs sont décrits ci-dessous). Le nombre total d'oiseaux présents à l'intérieur du secteur a été noté toutes les deux heures.

Les observations de comportement effectuées dans le secteur S1 n'ont couvert que la partie indiquée à l'annexe 1, laquelle renfermait environ 160 couples reproducteurs. En 1977, une série d'observations intermittentes a été réalisée dans le secteur S1 pendant les périodes d'incubation et d'élevage afin de noter le comportement de chaque explorateur après son arrivée. Des dessins sommaires du secteur ont été utilisés pour indiquer les déplacements des oiseaux et les points d'interaction avec d'autres membres de la colonie. Faute

de marques sur les oiseaux, l'observateur devait surveiller chaque individu de façon constante, de l'arrivée au départ. Une autre série d'observations, effectuée dans les secteurs G3, G1 ou sur les falaises inférieures à A, a permis de noter le comportement des oiseaux quittant la colonie : chaque individu a été suivi à l'aide de jumelles jusqu'à ce qu'il se pose sur la mer, retourne sur la falaise ou disparaisse du champ de vision.

Afin d'étudier le rôle des sexes au cours de l'incubation et de l'élevage des jeunes, cinq oiseaux ont été capturés dans le secteur U le 5 juillet 1977 et marqués au moyen d'acide picrique sur les flancs et le bout des rémiges secondaires, et avec des bagues en chlorine de polyvinyle (PVC) à la patte droite afin de pouvoir reconnaître les individus. Les oiseaux ont été pris pendant l'incubation, et leurs oeufs leur ont été enlevés. Cette mesure a provoqué de fréquentes copulations entre les partenaires, ce qui a permis l'identification des sexes. Une nouvelle ponte a eu lieu dans chaque cas. Le sexe des membres d'un autre couple était également connu par les caractéristiques du plumage. Nous avons étudié les différences de comportement entre les sexes de ces six couples au cours de périodes régulières d'observation de quatre heures dans le secteur U, et également au cours de deux périodes d'observation continue de 24 heures à la fin d'août, en 1977.

2. Description des schèmes de comportement

2.1. Arrivée

Les oiseaux arrivant à un site déjà occupé par leur partenaire se posaient habituellement à quelques centimètres du couveur. Celui-ci se levait immédiatement, arquait le cou et pointait le bec obliquement vers le bas en émettant un cri fort (<< arrr >>). L'arrivant enfouissait la tête sous la poitrine de son partenaire, et les deux oiseaux se levaient et se mordillaient mutuellement le bec pendant quelques secondes. Pendant la pré-ponte, ce cérémonial de salut était souvent suivi par la copulation. Après la ponte, la relève s'effectuait parfois immédiatement, le couveur se glissant vers l'arrière pour découvrir l'oeuf et le releveur s'avançant simultanément pour le recouvrir. Mais le plus souvent, le couveur poursuivait l'incubation pendant un certain temps, et son partenaire s'employait alors à lui nettoyer les plumes avec le bec. Les individus qui attendaient pour couver passaient beaucoup de temps à mordiller le pourtour de la base du bec de leur partenaire ou à leur nettoyer les plumes de la tête. Parfois, ils essayaient de déloger leur partenaire à coups d'épaule, mais, dans la plupart des cas, la relève était amorcée quand le couveur se levait.

En présence d'un oisillon, le comportement était très semblable, mais si l'arrivant transportait un poisson, il l'enfouissait sous le couveur dès que ce dernier se levait, et l'oisillon saisissait et avalait la proie en quelques secondes. Les deux parents demeuraient debout pendant que le jeune ingérait le poisson.

Le cérémonial de salut permet à l'arrivant de constater d'emblée si son partenaire couve un oeuf ou un oisillon, ou s'il y a un oeuf ou non. Cette information détermine probablement le comportement subséquent du couple, et la transition entre un comportement et un autre peut être extrêmement rapide. Dans un cas où l'oeuf venait tout juste de disparaître, l'arrivant (un mâle) est reparti immédiatement après le cérémonial de salut et est revenu quelques minutes plus tard, s'accouplant avec succès dès son arrivée.

Les explorateurs sans attache territoriale particulière demeuraient debout après s'être posés, en continuant de battre des ailes pendant quelques secondes. Après avoir replié leurs ailes, et toujours debout, le cou étiré et le bec levé obliquement, ils tournaient la tête d'un côté, puis de l'autre. À

ce stade, le carpe était gardé éloigné des plumes de la poitrine. Ces oiseaux s'accroupissaient rarement, mais après que leur cou avait repris sa position normale, ils nettoyaient souvent les tectrices de leurs ailes, penchant le cou de côté pour les atteindre. Selon Birkhead (1978a), les Marmettes communes qui se tiennent debout, les ailes relevées, le bec pointant obliquement vers le haut et nettoyant leurs tectrices (côté) manifestent un comportement de soumission.

Au cours de la période allant du début de la ponte jusqu'à la moitié de la phase d'emplumement, tous les sites étaient presque toujours occupés. De ce fait, les arrivants participaient habituellement à un cérémonial de salut dès qu'ils se posaient ; nous les avons identifiés comme des occupants. S'ils ne se livraient pas à ce cérémonial, ils étaient classés comme explorateurs.

Un site restait parfois inoccupé pendant plusieurs heures, au cours de cette période entre la perte d'un oeuf et la ponte d'un autre. Les oiseaux qui se posaient sur un site inoccupé et qui s'accroupissaient immédiatement étaient considérés comme des occupants, et ceux qui demeuraient debout, les ailes relevées et le cou étiré, comme des explorateurs.

À la fin de la période d'emplumement des oisillons, les oiseaux arrivant à des sites détenus antérieurement étaient tenus pour des occupants, et ceux qui se posaient en d'autres endroits du secteur, pour des explorateurs. Cette distinction était parfois subjective cependant.

Certains sites inoccupés avant la ponte ont été progressivement envahis, pendant l'incubation, par des couples qui n'avaient pas pondu. Au début, quand ces couples n'y effectuaient que de brèves visites, ils étaient classés comme des explorateurs ; plus tard, quand le cérémonial de salut est apparu, ils ont été classés comme occupants. Dans l'hypothèse où il s'agissait des mêmes individus, quelques oiseaux sont passés d'une catégorie à l'autre au cours de la saison, et cette situation a pu modifier légèrement les arrivées relatives des explorateurs et des occupants. La proportion des sites établis par des oiseaux non reproducteurs au cours de la saison de 1977 (moment où ces lieux ont été les plus nombreux) représentait moins de 5 % du total des endroits occupés, si bien que l'effet était plutôt faible.

2.2. Copulation

Avant de s'accoupler, les deux partenaires se nettoyaient mutuellement les plumes et se mordillaient le bec. Ensuite, la femelle s'accroupissait sur le site et le mâle la montait en se maintenant en équilibre avec ses ailes, s'agrippant parfois avec son bec aux plumes de la couronne de sa partenaire. Le contact cloacal ne durait habituellement que de 3 à 10 secondes, et pendant que le mâle était sur son dos, la femelle émettait un fort cri dissyllabique (<< cu-cauk >>) une ou deux fois par seconde. Après la copulation, les oiseaux nettoyaient souvent leurs tectrices.

Les tentatives d'accouplement au cours desquelles la femelle refusait de coopérer en se levant et en becquetant le mâle ont été qualifiées d' << essais de copulation >> , dont certaines étaient probablement des tentatives de viol. Aucun contact cloacal n'a été observé au cours de ces interactions.

2.3. Agression

Le comportement agressif des Marmettes de Brünnich était presque entièrement intraspécifique. Quelques incidents ont été observés entre des marmettes et des mouettes, mais en général, les sites de reproduction des deux espèces étaient assez distants pour permettre tout au plus une faible interaction.

Le comportement agressif intraspécifique variait, en intensité, de l'adoption de différentes postures aux combats prolongés, les participants se

becquetant mutuellement ou allant jusqu'à se saisir par le bec et à s'entre-frapper avec leurs ailes. Le becquetage n'était habituellement pas suivi d'un combat intense, et la plupart des coups de bec n'atteignaient pas leur but. Ces mouvements, habituellement dirigés vers la tête de l'adversaire, semblaient plutôt constituer un comportement de menace dans des situations où les oiseaux n'avaient pas envie de pousser l'attaque. Quand deux oiseaux s'étaient résolus au combat, ils s'accrochaient généralement tout de suite par le bec, qu'ils tenaient bien fermé, et tentaient de jeter l'adversaire en bas de la corniche. Ces combats se terminaient fréquemment par la chute des deux oiseaux, qui restaient parfois pris l'un à l'autre jusqu'au contact de l'eau, où la lutte se poursuivait souvent. La ténacité des combats peut être illustrée par l'exemple suivant:

> << *5 juin 1975, 18 h 30.* Deux oiseaux (A & B) occupent une petite fissure dans le secteur N. L'oiseau à l'extérieur (B) est attaqué quatre fois par un troisième oiseau (C), qui se pose près de lui, le saisit par le bec et le fait tomber en bas de la corniche. Chaque fois que B revient, il est accueilli par A de la façon habituelle et attaqué de nouveau par C quelques secondes après. Au cinquième assaut (après mon arrivée), C arrive apparemment le premier et essaie de saisir A. B revient trois secondes plus tard et B et C tombent en bas de la corniche, unis par le bec. Deux fois encore, C essaie de jeter B dans le vide mais il est repoussé à chaque occasion. À la troisième tentative, C projette B par une aile (18 h 45). Lorsque je pars, à 18 h 50, aucun des deux adversaires n'est revenu. >> (AJG)

Cependant, à 11 h le lendemain, un comportement agressif similaire s'est manifesté, de sorte que des hostilités intermittentes ont peut-être duré au moins 17 heures.

En se saisissant par le bec, les oiseaux se plaçaient habituellement en parallèle de façon que les coups d'ailes portent sur le dos ou les flancs de l'autre. Les ailes étaient maintenues arquées et battaient très rapidement, les coups étant portés par la jointure du carpe, qui forme une surface dure. L'effet de ces coups sur les jointures humaines est très douloureux. Les oiseaux prenant part à des combats prolongés ne battaient souvent des ailes que de façon intermittente, sans doute pour se réserver des intervalles de repos. Certains perdants paraissaient complètement exténués à la fin d'un combat, signe de la gravité du traitement infligé.

Au cours des observations régulières du comportement des marmettes, nous avons noté le degré d'agression en comptant le nombre de combats aperçus, un combat étant toute interaction agressive au cours de laquelle les deux adversaires se donnent des coups de bec. Nous avons donc exclu les incidents où un seul participant manifestait de l'agressivité, par exemple lorsque des explorateurs étaient chassés par des occupants et qu'ils n'exerçaient pas de représailles, car la fréquence de ce type d'interaction dépendait souvent du nombre d'explorateurs présents. Dans la majorité des combats observés, les participants ont échangé moins de dix coups de bec. Les luttes comportant la saisie par le bec étaient rares, particulièrement après le début de la ponte.

2.4. Départ

Les oiseaux qui quittaient les sites occupés tenaient leurs ailes relevées pendant plusieurs secondes avant de s'élancer de la corniche. Ils pouvaient s'élancer directement de la plupart des sites, mais à certains endroits, ils devaient franchir une distance d'un mètre pour le faire. Au cours des dix premières secondes de vol, les oiseaux battaient parfois des

ailes lentement et profondément, et l'amplitude du mouvement vers le haut semblait supérieure à la normale. Leurs corps étaient à l'horizontale et les pattes pendantes.

Ce type de battement d'ailes est appelé << vol papillon >> et il a été observé chez cette espèce (Pennycuik, 1956) et chez le Gode (*Alca torda*) (Conder, 1950).

Typiquement, les oiseaux qui quittaient le site battaient normalement des ailes (2 à 3 secondes), amorçaient le vol papillon (4 à 5 secondes), planaient les ailes arquées (1 à 2 secondes) et enfin repliaient les ailes et inclinaient la tête pour plonger vers la mer. Le départ des explorateurs n'était habituellement pas caractérisé par un comportement stéréotypé.

2.5. Comportement sur l'eau

Le comportement des oiseaux sur l'eau au pied des falaises n'a pas fait l'objet d'une étude quantitative, mais les observations ont révélé l'existence d'interactions sociales fréquentes. Tuck (1961) a décrit un comportement qu'il a appelé << danse sur l'eau >>, où deux oiseaux (parfois plus) se déplacent à toute allure en battant l'eau fortement de leurs ailes mais sans s'élever dans les airs. Ils tracent souvent des cercles ou des huit à la surface de l'eau, conservant un écart de deux ou trois individus entre eux, et, parfois, après avoir franchi une certaine distance, ils plongent dans l'eau où la course se continue. Ce comportement était fréquent à l'Île Prince-Léopold au cours de la pré-ponte et s'observait irrégulièrement pendant le reste de la saison, surtout quand la mer était calme.

3. Fréquentation de la colonie

3.1. Avant la ponte

C'est seulement en 1976 que les observateurs sont arrivés assez tôt (le 5 mai) à l'Île Prince-Léopold pour étudier la première occupation des falaises. Un vol de 50 à 60 marmettes est passé près des falaises ce jour-là, et un autre le 7 mai. La première observation d'oiseaux posés sur les falaises a été effectuée à 10 h le 12 mai, et 26 individus ont été comptés au cours de la journée. Il s'agissait probablement de la première arrivée de la saison à la colonie.

Une activité considérable a été observée dès le 18 mai, alors que des oiseaux rasaient les falaises et s'y posaient brièvement. De grandes polynies sont apparues dans la glace immédiatement au large de la côte est de l'île le 20 mai et, à partir de cette date, des centaines de marmettes flottaient sur l'eau chaque fois qu'il y en avait sur les falaises. Un grand nombre de marmettes se sont établies sur les falaises le 23 mai. Au début de la pré-ponte, une plus grande activité semblait se dérouler sur les falaises au milieu de la matinée que lors du dénombrement quotidien (entre 17 h et 19 h).

Le comportement décrit ci-dessous est typique de cette période :

> << Des individus et de petits groupes (5 à 10 oiseaux), mais surtout des individus, quittent les groupes sur l'eau et se dirigent vers les falaises. Certains se posent, la plupart décrivent des cercles et repartent. Des << centaines >> d'oiseaux volent près de la base des falaises, au-dessus de la glace côtière. >> (B. Dodge, entre 16 h 30 et 18 h, le 20 mai)

Selon les estimations, plusieurs milliers d'oiseaux se trouvaient sur l'eau, au pied des falaises.

À partir du 23 mai, il y a toujours eu au moins quelques oiseaux sur les falaises, mais leur nombre n'a pas été supérieur au nombre de sites de reproduction du secteur d'étude (828) avant le 3 juin, alors que 1005 oiseaux étaient présents (figure 9). C'est donc à cette date que, pour la première fois, au moins un membre par couple se trouvait à la colonie. Le nombre le plus élevé avant la ponte, et qui a aussi été le plus élevé de l'année, a été relevé le 13 juin, alors que les 1469 individus présents représentaient environ 89 % de la population reproductrice. En 1975, seuls les secteurs G1 et G4 ont été dénombrés régulièrement pendant la pré-ponte ; le total le plus élevé a été de 171 oiseaux, soit 76 % des reproducteurs, et ce nombre a été consigné le 20 juin. En 1977, la population présente avant la ponte était moins nombreuse, un maximum de 796 oiseaux ayant été dénombré pour les dix secteurs d'étude (figure 9), chiffre qui ne représentait que 48 % du total des reproducteurs. En fait, tous ces dénombrements incluent probablement un certain nombre de non-reproducteurs et de sites où les deux membres du couple étaient présents et l'on peut avancer que l'occupation simultanée de tous le sites doit se produire rarement pendant la pré-ponte.

Les départs d'oiseaux lors des fluctuations précédant la ponte étaient très synchronisés, la population passant d'un maximum à quelques individus en 12 heures à plusieurs occasions. Des observations sur le comportement ont été effectuées lors de l'accroissement de la population les 1er et 2 juin dans le secteur S1, à l'aide de prises de vues image par image (figure 10). De 9 h à 24 h, il n'y avait jamais plus de deux oiseaux présents à la fois dans le secteur, mais au moins 19 arrivées ont été consignées.

La durée du séjour d'individus dans le secteur a pu être estimée grâce aux traces qu'ils ont laissées sur la couche de neige fraîche recouvrant la corniche. Le séjour moyen durait 5 minutes (écart <1 à 56 minutes). Plus tard, avec une plus grande affluence, il est devenu impossible d'observer des individus, mais la durée de leur séjour a probablement augmenté à en juger par le taux apparent de nouvelles arrivées.

Afin de savoir dans quelle mesure les secteurs d'étude se prêtaient à l'observation des fluctuations du nombre d'oiseaux fréquentant la colonie entière, des recensements ont été effectués pendant 13 jours, du 23 mai au 20 juin 1976, sur une zone grandement élargie, en G, qui comprenait des parties de la falaise beaucoup plus basses par rapport au sommet que tous les autres secteurs d'étude (figure 11). Le nombre d'oiseaux a varié de façon synchrone pendant toute la période, bien qu'avant le 31 mai, une proportion beaucoup plus faible d'oiseaux était présente dans les secteurs d'étude que dans la zone-témoin. Après le 1er juin, les variations présentées par les deux dénombrements étaient très étroitement reliées, et les dénombrements effectués dans les secteurs d'étude étaient représentatifs de la colonie entière.

Le 11 juin, un dénombrement a été réalisé toutes les deux heures, de 0 h à 22 h, dans la totalité des secteurs d'étude ; le nombre total d'oiseaux a varié de 126 à 527. Afin de vérifier le degré de synchronie des différents secteurs, les coefficients de corrélation par la méthode des rangs de Spearman ont été calculés en comparant le dénombrement effectué pour chaque site avec tous les autres dénombrements (voir l'annexe 5). Une corrélation positive quant aux fluctuations de tous les secteurs groupés par deux a été établie, mais le degré de correspondance entre les secteurs n'était pas relié à la distance qui les séparait. Les secteurs rapprochés de la colonie ne présentaient donc pas une corrélation plus étroite quant à leurs fluctuations que les secteurs éloignés.

Les 14 et 15 juin 1977, nous avons comparé la synchronie des régimes de fréquentation des colonies de la Falaise Est et de la Flèche Nord. Cinq secteurs ont été recensés dans la colonie de la Flèche Nord, tandis que les

secteurs habituels des falaises est étaient surveillés. La population a décru dans les deux colonies jusqu'à 17 h le 14 juin, mais elle a augmenté dans tous les secteurs sur la flèche nord, tandis qu'elle continuait à décroître à l'intérieur de 10 des 12 secteurs des falaises est jusqu'à 9 h le 15 juin (figure 12). Aucun changement majeur ne s'est produit dans les conditions atmosphériques au cours de la période. Cette comparaison indique que la synchronie était moins marquée entre les deux colonies qu'entre les différents secteurs des falaises est.

Au début de la pré-ponte de 1976, la fréquentation de la colonie semblait dépendre étroitement de la vitesse du vent, le nombre d'oiseaux présents sur les falaises entre le 21 mai et le 5 juin étant inversement proportionnel à la vitesse du vent à 19 h (21 mai au 5 juin, $r_S = -0,88$, $P<0,01$). Dans la seconde moitié de la pré-ponte, à compter du 1er juin, l'effet des conditions atmosphériques sur la fréquentation de la colonie semblait cependant varier. En 1975, aucune relation significative n'a été dégagée entre les dénombrements effectués dans les secteurs G1 et G4 et les variables atmosphériques consignées, mais en 1976, nous avous décelé une corrélation négative entre les dénombrements et la vitesse du vent ($r = -0,435$, $P<0,05$) et une corrélation positive entre les dénombrements et les changements survenus dans la pression barométrique en 24 heures ($r = 0,506$, $P<0,05$). En 1977, le brouillard a envahi certains secteurs pendant cinq jours, mais si l'on se base sur les secteurs G1 et G4, qui ont pu être recensés tous les jours, les mêmes relations apparaissent (vitesse du vent, $r = 0,561$, $P<0,01$; changement barométrique, $r = 0,623$, $P<0,01$). Une analyse de régression linéaire multiple des dénombrements effectués en G1 et G4 relativement à la vitesse du vent à 7 h et à 19 h, à la pression barométrique à 19 h, aux changements dans la pression barométrique et la vitesse du vent en 24 heures (échelle de $\log_{10}$ convertie), à la visibilité et à la date, indique que 56 % des variations observées sont attribuables au changement de la pression barométrique seule, 10 % à la date et 8 % à la vitesse du vent. Une corrélation significative de la date seule a été établie au cours d'une analyse similaire des dénombrements effectués dans tous les secteurs d'étude, en excluant les jours de brouillard.

Corkhill (1971) et Birkhead (1978a) ont constaté que la vitesse du vent influait sur les régimes de fréquentation de la Marmette commune à l'île Skomer, au pays de Galles, pendant la période précédant la ponte, mais aucun des deux chercheurs ne s'est penché sur les effets de la pression barométrique.

3.2. Périodes d'incubation et d'élevage

Au cours de la période s'étendant du début de la ponte au début de l'envol des jeunes, la plupart des sites étaient occupés en permanence par un membre de chaque couple reproducteur. Au cours des trois années d'observation, les dénombrements quotidiens n'ont jamais été inférieurs au nombre total de couples reproducteurs, à partir de la date médiane de ponte jusqu'à la fin d'août (la date la plus hâtive : le 23 août 1976).

En 1976 et 1977, la population s'est accrue rapidement pour atteindre un maximum vers le 1er-2 juillet, juste après la date médiane de ponte (figure 13). En 1976, la population a ensuite décru jusqu'au 9 juillet, puis s'est élevée de façon régulière pour atteindre un maximum le 11 août, avec un petit sommet le 18 juillet. En 1977, la population est demeurée relativement stable du 1er au 14 juillet tout en présentant une légère baisse, puis elle a crû rapidement pour atteindre un maximum le 2 août, avec un petit sommet le 18 juillet. Les petits sommets observés les deux années autour du 18 juillet ont coïncidé avec l'apparition de grandes volées de marmettes, qui appartenaient probablement à une vague tardive de non-reproducteurs, allant et

venant au-dessus de la colonie sans se poser. Un comportement similaire a également été remarqué aux environs du 16 juillet en 1975.

En 1976, la population a décru radicalement après le 19 août, date où environ 50 % des jeunes avaient pris leur envol, mais en 1977, le départ des falaises s'est effectué plus graduellement. En 1976 et 1977, cependant, la majorité des oiseaux présents le 1er septembre sur les falaises lors des dénombrements quotidiens étaient des jeunes encore couvés. Le régime de fréquentation observé dans les secteurs G1 et G4 en 1975 était semblable à celui des deux années suivantes, et ces trois régimes de fréquentation ressemblent à celui de la colonie des Marmettes de Brünnich près du cap Hay, à l'Île Bylot, à une même latitude (figure 13, données recueillies par Tuck, 1961 ; on remarquera que ses dénombrements sont des moyennes de plusieurs recensements quotidiens).

Quelques importantes statistiques de fréquentation des années 1975 et 1976 se ressemblent entre elles alors que pour 1977, les données sont << atypiques >> , particulièrement pour le nombre d'oiseaux fréquentant la colonie avant la ponte et pour la date hâtive de l'apparition d'une population maximale au cours de l'élevage (tableau 3). Toutefois, avec un échantillon si petit, l'amplitude des variations interannuelles demeure matière à conjecture.

Tableau 3

Comparaison de certaines importantes statistiques de fréquentation établies de 1975 à 1977. Les statistiques de 1975 sont basées sur les secteurs d'étude G1 et G4, et celles de 1976 et 1977, sur les secteurs G1, G4, M, N, Q1, Q4, S1, S2, S3, et U

	1975	1976	1977
Première observation d'oiseaux sur la falaise	___ *	12 mai	___ *
Date où 50 % des reproducteurs étaient présents pour la première fois	5 juin	3 juin	16 juin
Population maximale avant la ponte (pourcentage des reproducteurs)	76 %	89 %	48 %
Date à partir de laquelle l'effectif n'a pas été inférieur au nombre de couples reproducteurs	21 juin	25 juin	28 juin
Date de la moyenne maximale pour 7 jours	13 août	11 août	2 août
Sommet de la moyenne pour 7 jours en pourcentage des reproducteurs	76 %	70 %	79 %
Date où l'effectif était inférieur pour la première fois au nombre de couples reproducteurs	24 août	23 août	27 août
Date de l'observation du dernier oiseau dans les secteurs d'étude	___ †	7 septembre	___ †

* Les oiseaux étaient présents lors de l'arrivée des observateurs.
† Quelques oiseaux étaient encore là lors de la fermeture du campement.

Une légère distorsion est inhérente dans les chiffres recueillis à l'île Prince-Léopold parce que, pendant quelques jours, le brouillard a empêché la réalisation de dénombrements dans certains secteurs d'étude. La population était généralement faible dans les secteurs qui ont pu être observés dans ces

conditions. En juillet 1977, six dénombrements effectués dans les secteurs S1, S2 et U, quand les autres secteurs étaient cachés par le brouillard, ont présenté une moyenne de 9,9 % inférieure à celle couvrant une période de sept jours pour les mêmes dates. L'absence de dénombrements couvrant tous les secteurs les jours où la visibilité était mauvaise a pu faire dévier légèrement vers le haut les données utilisées dans la figure 13.

Une autre faiblesse, plus grave, inhérente à la méthode utilisée à l'Île Prince-Léopold, réside dans le fait que la fréquentation maximale varie avec l'heure de la journée et que les sommets quotidiens se déplacent à mesure que la saison avance. Au cours de l'incubation, la population semble atteindre un maximum vers 8 h, mais pendant l'élevage, le sommet quotidien s'observe vers 18 h, bien qu'un second sommet, moins important, apparaisse à 8 h (voir la section 3.3 ci-dessous). Comme les dénombrements quotidiens ont été réalisés à 18-19 h pendant toute la saison, ils ont fini par coïncider plus ou moins avec le maximum quotidien à mesure que la saison avançait. L'effet est plutôt faible, mais si le régime diurne observé dans le secteur S1 est représentatif, les valeurs maximales au début de juillet dépassaient probablement d'environ 6 % celles des dénombrements quotidiens. Une correction qui tiendrait compte de cette situation aurait pour effet de baisser le taux apparent d'accroissement au cours de juillet.

Tous les secteurs présentaient des valeurs différentes de dénombrement en 1976 et 1977 (tableau 4). Les plus grandes variations sont apparues dans le secteur Q1, où les valeurs moyennes de 1er au 8 août étaient de 22 % plus élevées en 1977 qu'en 1976. Le secteur U présentait la plus petite différence, avec une augmentation de 7 % seulement. Il est peut-être significatif que, dans ce dernier secteur, la plupart des corniches sont très petites et laissent peu de place aux explorateurs pour se poser sans être attaqués par des couveurs, tandis que le secteur Q1 renferme plusieurs corniches inoccupées et de larges plates-formes pouvant facilement accueillir les explorateurs. Le secteur Q1 présentait aussi, au cours de la saison, une variation de la population supérieure à la moyenne, avec un accroissement de 91 % entre le 20 juin et le 1er août 1977. La population du secteur adjacent, Q4, qui comprenait principalement deux corniches très densément occupées, n'a augmenté que de 48 % au cours de cette même période (figure 14).

Tableau 4
Écarts entre les dénombrements moyens d'oiseaux effectués dans sept secteurs, du 1er au 8 août, en 1976 et 1977

Secteurs d'étude	Nombre moyen d'oiseaux		Rapport (%)
	1976	1977	
G1	77,50	86,29	11
G4	92,87	105,86	14
N	153,62	165,57	8
Q1	161,25	196,71	22
Q4	105,36	120,29	14
S1	228,12	263,71	16
U	87,50	93,57	7

La variation quotidienne dans les dénombrements a diminué en juin et juillet au cours des trois années, atteignant un minimum à la mi-août (figure 13). La variabilité a été calculée à l'aide d'un coefficient de

variation pour des périodes de sept jours afin de compenser les modifications du nombre moyen d'oiseaux présents selon la saison. Une comparaison de sept secteurs révèle que, pour la période de variabilité minimale (1er au 8 août), les coefficients ont varié de 5,23 % (secteur U) à 9,44 % (secteur G4).

Afin d'examiner l'effet de l'augmentation de la taille de l'échantillon sur le coefficient de variation, les valeurs ont été calculées pour des combinaisons successives de 1, 2, 3... 9 secteurs, mis dans l'ordre sud-nord, le long de la colonie de la Falaise Est. La variation diminuait à mesure que croissait la taille de l'échantillon (figure 15), peut-être à cause de la dilution des effets locaux. Les valeurs calculées peuvent être intégrées à une courbe logarithmique qui prévoit un coefficient de 5,65 % pour une moyenne de 1000 oiseaux dénombrés. Cela indique que, pour une semaine de dénombrements répétés effectués au début d'août, les limites de confiance de 95 % devraient être à environ 5 % de la moyenne (SD = 56,5, N = 7, t = 2,365), et que 1000 oiseaux pourraient constituer un échantillon minimal acceptable pour des observations de population. Aucun indice d'oscillations régulières sur plusieurs jours n'a été decouvert, comme ce fut le cas pour le Fulmar boréal de l'île Prince-Léopold (Greene et Nettleship, 1981).

L'effet des conditions atmosphériques sur les fluctuations observées dans les dénombrements quotidiens pendant l'incubation et l'élevage a été analysé à l'aide de la valeur << d >> , soit l'écart séparant le dénombrement quotidien de la moyenne pour sept jours. Une analyse des données pour tous les secteurs dénombrés quotidiennement en 1976 a indiqué que la présence ou l'absence de brouillard, déterminée par les mesures de visibilité, avait un effet significatif sur le nombre d'oiseaux présents. Lors des jours d'épais brouillard, il était impossible de recenser certains secteurs, si bien que les dénombrements quotidiens sont demeurés incomplets. Dans le but d'éviter toute distorsion résultant de l'omission de ces jours, les analyses de dénombrements relativement aux conditions météorologiques ont été limitées aux secteurs S1, S2 et U, qui étaient assez près des points d'observation pour ne pas être cachés par le brouillard. Les moyennes de dénombrements effectués en 1977 au cours d'observations de quatre heures ont également été examinées.

Les analyses de corrélation simple de << d >> en fonction de toutes les variables atmosphériques pour les dénombrements effectués dans les secteurs S1, S2 et U en 1977 n'ont mis en évidence aucune relation significative. En 1977, la visibilité a été reliée de façon positive avec << d >> et a expliqué 7,3 % de la variation. Une comparaison des jours où la visibilité était évaluée à moins de 400 m avec ceux où elle était meilleure a montré également un effet significatif (tableau 5) en 1977 et un effet négligeable en 1976. Une analyse de régression multiple par incréments de << d >> relativement à toutes les variables atmosphériques pour les secteurs S1, S2 et U a révélé que les conditions atmosphériques n'expliquaient que 11 % de la variation en 1976 et 8 % en 1977.

En 1977, les dénombrements effectués au cours d'observations de quatre heures en S1 étaient reliés de façon significative à la vitesse du vent et à la visibilité (tableau 6), bien que ces corrélations n'aient plus été significatives quand l'observation du 19 août, pendant la plus forte tempête de vent et de neige de la saison, a dû être annulée. Une analyse de régression multiple par incréments a indiqué que la visibilité ne contribuait pas de façon significative à la variation expliquée par la vitesse du vent (72 %). Compte tenu de ces résultats, nous pouvons conclure que les conditions météorologiques n'ont pas une importance déterminante dans la fréquentation de la colonie pendant l'incubation et l'élevage, mais pourraient avoir un effet marqué quand elles sont extrêmes.

Tableau 5
L'effet de la visibilité sur << d >> en 1977*

Année	Visibilité <400 m	Visibilité ≥400 m	t	P
1976	- 9,58(7)	-0,51(47)	1,67	0,1-0,2
1977	-33,67(12)	+9,05(41)	2,45	0,018

* Les valeurs entre parenthèses représentent la taille de l'échantillon.

Tableau 6
Corrélation entre les dénombrements moyens d'oiseaux dans le secteur S1 lors d'observations effectuées tous les trois jours, entre le 25 juillet et le 21 août 1977 inclusivement, et la vitesse du vent et la visibilité

Variable atmosphérique	Coefficients de corrélation	
	Y compris le 19 août	Non compris le 19 août
Vitesse du vent	-0,85*	-0,51
Visibilité	-0,57†	-0,10
N	12	11

* $P<0,01$.
† $P<0,05$.

3.3. Variation diurne de la fréquentation

Les dénombrements effectués toutes les deux heures pendant 24 heures dans tous les secteurs les 11 et 29 juillet 1976, au cours de l'incubation, n'ont révélé aucune tendance similaire des fluctuations diurnes de fréquentation, un seul sommet apparaissant à 18 h le 11 juillet, et deux à 6 h et à 16 h le 29 juillet (figure 16). Cependant, les moyennes des dénombrements réalisés dans le secteur S1 toutes les deux heures pendant 24 heures en 1975 indiquent une faible tendance diurne, le sommet observé au milieu de la journée au cours de l'incubation étant remplacé par un sommet à 18 h pendant l'élevage (figure 17).

Le dénombrement diurne moyen dans le secteur S1 en 1975 variait de 163,2 à 185,8 oiseaux pendant l'incubation (13,8 % du minimum) et de 176,8 à 193,2 oiseaux pendant l'élevage (9,3 % du minimum). Pendant l'incubation, la variation était minimale quand la population était faible, à minuit et à 2 h, et élevée au milieu de la journée. Pendant la période d'élevage, cependant, aucune tendance définie de variation relativement à l'heure du jour n'a pu être établie (figure 17). Les coefficients de variation calculés pour tous les dénombrements effectués pendant chaque période d'observation de 24 heures ont révélé que la variation diurne a été la plus faible entre le 22 juillet et le 3 août, soit pendant la première moitié de l'élevage (figure 18). La variation a augmenté rapidement après le 19 août, une exagération de la tendance à deux sommets devenant très marquée immédiatement avant que la majorité des oiseaux ne quittent la colonie (le 24 août) (figure 19).

Le degré de synchronie, entre secteurs, des fluctuations apparaissant au cours d'une période de 24 heures était inférieur pendant l'incubation à celui observé avant la ponte. Une matrice de corrélation des coefficients de corrélation par la méthode des rangs de Spearman est présentée à l'annexe 6

pour tous les secteurs dénombrés toutes les deux heures le 11 juillet 1976. Quatre-vingts pour cent des corrélations ont été positives, mais seulement 18 % se sont révélées significatives à $P<0,05$, et le degré global de synchronie était plutôt faible, le coefficient de corrélation étant de 0,3. Comme avant la ponte, les secteurs adjacents n'étaient pas plus synchronisés que ceux éloignés les uns des autres.

3.4. Recensement des schèmes de fréquentation et de la population

Les techniques de recensement des oiseaux de mer et l'interprétation des résultats varient selon l'objectif visé. Le nombre total d'oiseaux formant une population distincte à une date donnée constitue une statistique idéale, mais, dans la pratique, il est rarement possible d'y arriver. Pour certains oiseaux de mer, on peut dénombrer la population reproductrice en comptant le nombre de nids occupés, mais, dans le cas de la marmette, qui ne construit pas de nid, la valeur la plus précise que l'on puisse obtenir est le nombre total d'oiseaux présents dans la colonie (Lloyd, 1975 ; Nettleship, 1976 ; Birkhead et Nettleship, 1980).

Pour les recensements visant à étudier les variations interannuelles des populations relativement aux changements environnementaux provoqués par les activités humaines, il est important de connaître le niveau de variation naturelle qui se manifeste normalement. La mesure dans laquelle les dénombrements réalisés au cours de différentes années peuvent être comparés dépend des facteurs suivants, lesquels sont susceptibles d'être interreliés :

1) la similitude du moment des observations entre les deux années (date, heure du jour) ;

2) les différences de la phénologie de la reproduction entre les deux années ;

3) les différences des conditions météorologiques entre les deux années ;

4) les variations du nombre d'oiseaux non reproducteurs par suite des différences interannuelles de l'effectif (productivité annuelle) ; et,

5) l'abondance relative de la nourriture.

Les comparaisons des dénombrements intrajournaliers et interjournaliers au cours de la saison indiquent que, dans le cas de la Marmette de Brünnich de l'Île Prince-Léopold, les dénombrements répétés ont les meilleures chances de donner des résultats semblables s'ils ont lieu au milieu de la période d'élevage des jeunes (au début d'août). Lloyd (1975) en est venu à la même conclusion en ce qui concerne la Marmette commune et le Gode de l'Île Skomer (pays de Galles). À l'Île Prince-Léopold, il semble qu'à ce stade du cycle de reproduction, l'heure du jour retenue pour l'observation n'a que peu d'effet sur la variabilité ; toutefois, il est peut-être plus prudent d'éviter la période de fréquentation maximale allant de 14 h à 18 h (malheureusement, c'est celle que nous avons d'abord choisie à l'Île Prince-Léopold). Si les dénombrements sont effectués les jours où la visibilité est supérieure à 400 m et la vitesse du vent inférieure à 30 km/h, les conditions météorologiques ne devraient guère avoir d'effets elles non plus.

Il est plus facile de comparer les dénombrements moyens dérivés d'observations semblables et effectués sur une période de plusieurs jours que les recensements individuels, bien que l'emploi de moyennes soit moins précis quand le nombre d'oiseaux augmente, au cours de juillet, qu'après la

stabilisation en août. La relation entre l'erreur-type de la moyenne et le nombre de jours consécutifs au cours desquels des dénombrements ont été effectués en juillet et en août 1977 indique que la reprise des comptages pendant 12 jours améliore substantiellement la précision de l'estimation. Cependant, la réalisation de comptages consécutifs au-delà de cette période ne réduit que très peu l'erreur-type (figure 20). Les limites de confiance de 95 % pour la moyenne couvrant les douze premiers jours de juillet était de 11,4 % (X = 1040,64) et de 5,3 % (X = 1274,58) pour celle des douze premiers jours d'août. Étant donné les mêmes dates et heures d'observation et l'exclusion de toute condition météorologique extrême, les dénombrements d'environ 1000 oiseaux repris pendant douze jours au début d'août peuvent indiquer un écart interannuel de 5 % dans le nombre d'oiseaux. Il s'agit donc de savoir si une modification statistiquement significative de cette grandeur pourrait représenter un changement réel de la grosseur de la population ou une variation naturelle entre les années déterminée par les facteurs 2, 4 et 5 décrits ci-dessus.

Une méthode plus précise pour vérifier les écarts entre les dénombrements effectués au cours d'années différentes consisterait à examiner des observations couplées, en utilisant des comptages réalisés à la même date mais au cours d'années différentes, ou des comptages rattachés à des événements du cycle de reproduction comme la date médiane de la ponte. Cette méthode a l'avantage d'éliminer la variation due aux tendances saisonnières, réduisant l'erreur-type et permettant ainsi de déceler plus facilement les écarts statistiquement significatifs entre les années. Le tableau 7 indique, pour deux périodes-témoin, que l'erreur-type de l'écart moyen entre les observations couplées est inférieure à l'erreur-type de l'écart entre les moyennes.

Les données recueillies à l'Île Prince-Léopold ne nous permettent pas d'établir des limites de confiance, même approximatives, quant à la variation entre les années. L'écart d'environ 10 % entre les dénombrements effectués au cours des mois de juillet et d'août en 1976 et 1977, époque où le nombre de couples reproducteurs dans les secteurs d'étude était presque identique (voir le Chapitre III, section 2), indique qu'un changement d'au moins 15 % des nombres moyens dérivés de 10 comptages est nécessaire avant que l'hypothèse d'une modification de la taille de la population reproductrice ne devienne valable. L'observation de changements orientés dans la même direction au cours de plusieurs années constituerait probablement une preuve plus concrète de l'existence d'une tendance sous-jacente dans la population. La majeure partie des écarts observés entre les dénombrements de 1976 et de 1977 est probablement attribuable au nombre d'explorateurs qui ont visité la colonie (voir la section 4 ci-dessous), peut-être attirés par l'abondance de la nourriture. L'examen de la fréquence des arrivées des explorateurs au même moment devrait indiquer dans quelle mesure ce facteur contribue aux écarts interannuels observés, bien que la relation quantitative entre les taux d'arrivée et les dénombrements varie à l'intérieur des colonies et entre celles-ci.

La procédure de dénombrement recommandée pour l'étude des Marmettes de Brünnich est la suivante:

1) visiter la colonie pendant environ dix jours au cours de la période allant de la première éclosion au premier envol ;

2) choisir et délimiter précisément (carte et photographie) environ dix secteurs d'étude répartis dans toute la colonie et inclure tous les types de corniches de reproduction - chaque secteur doit abriter une

Tableau 7
Comparaison des erreurs-types rattachées aux écarts entre les dénombrements moyens couvrant deux périodes en 1976 et 1977, et des erreurs-types rattachées aux écarts moyens entre des observations couplées effectuées aux mêmes dates

Période*	Année 1976	Année 1977	Ecart entre les dénombrements couplés $(1/n\Sigma d_i)$
20-31 juillet			
Moyenne (n = 12)	1047,67	1222,58	174,91
Erreur-type	32,59		23,56
1-12 août †			
Moyenne (n = 10)	1144,0	1272,0	128,0
Erreur-type	26,62		17,53

* E.-T. de l'écart moyen $= \sqrt{\frac{1}{n(n-1)} \quad (\Sigma d_i^2 - n\bar{d}^2)}$

E.-T. de l'écart entre les moyennes $= \sqrt{\frac{1}{n(n-1)} \quad \left[(\Sigma x_i^2 - n\bar{x}^2) + (\Sigma y_i^2 - n\bar{y}^2) \right]}$

où x et y représentent des dénombrements au cours de jours successifs en 1976 et 1977, et d est l'écart entre les comptages couplés ($Y_i = X_i$).

† Il manque chaque année un dénombrement pour cette période.

population d'au moins 100 oiseaux (l'équivalent de 70-80 couples reproducteurs) ;

3) dénombrer chaque secteur à la même heure chaque jour, vers le milieu de la journée ; et

4) effectuer des observations de plusieurs heures chaque jour au même moment de la journée dans un ou deux de ces secteurs afin de déterminer les taux d'arrivée des explorateurs et le rythme d'alimentation des oisillons.

Les détails de la procédure sont décrits par Birkhead et Nettleship (1980).

Le facteur de l'heure du jour peut être plus critique dans des colonies plus méridionales que l'île Prince-Léopold, où les modifications dans l'intensité de la lumière, particulièrement en août, peuvent hausser considérablement l'amplitude des fluctuations quotidiennes. Tuck (1961) a découvert, au cours d'observations dans l'île Akpatok, que les deux membres du couple étaient présents sur les falaises pendant toute la nuit en août, et dans ces conditions, un dénombrement effectué à la fin de la soirée ou très tôt le matin pourrait fournir les meilleurs résultats.

Le régime de fréquentation de la Marmette commune semble être différent de celui de la Marmette de Brünnich de l'Île Prince-Léopold. Birkhead (1978*b*) a constaté dans l'Île Skomer (pays de Galles) que les reproducteurs en congé passaient beaucoup plus de temps sur les falaises pendant toute la durée de la saison (20 % - 40 %) que les Marmettes de Brünnich. Il semble donc que ce soit l'absence ou la présence d'occupants plutôt que le comportement des explorateurs qui détermine l'importance de la fréquentation. Étant donné que les reproducteurs en congé séjournent le plus longtemps dans la colonie vers la fin de l'incubation, les dénombrements maximaux sont également obtenus à cette époque et non, comme dans le cas des oiseaux de l'Île Prince-Léopold, au cours de l'élevage. La différence n'a probablement que peu d'effet sur la procédure de recensement. Dans l'Île Skomer, un seul membre de chaque couple de Marmette commune demeurait sur les falaises la nuit, et, par conséquent, les dénombrements effectués très tôt le matin fournissaient les résultats les plus justes.

4. Comportement

4.1 Comportement avant la période de ponte

Le comportement avant la ponte du premier oeuf a été considérablement influencé par les grandes variations du nombre d'oiseaux présents dans la colonie. Lorsqu'ils étaient peu nombreux, les individus étaient généralement bien dispersés dans la colonie, ce qui limitait les occasions d'interaction sociale. Cependant, la fréquentation maximale relevée avant la ponte constituait le maximum pour la saison et, par conséquent, c'est durant cette période que les corniches étaient le plus peuplées.

Les accouplements ont été observés sur les corniches de nidification pendant toute la période précédant la ponte mais, pour le secteur G3, où la fréquence a été relevée à partir du 5 juin en 1975 et du 27 mai en 1976, la fréquence des accouplements était maximale au cours des trois semaines précédant le début de la ponte (figure 21). Les fréquences maximales des accouplements observées étaient de 24,6/100 oiseaux/heure en 1975 et de 16,8/100 oiseaux/heure en 1976, représentant respectivement, pour les couples individuels, des intervalles moyens de 2 à 3 heures entre les accouplements.

Aucun accouplement n'a été constaté dans les sites où un oeuf était présent et la fréquence générale des accouplements a, par conséquent, diminué dès le début de la ponte. En 1975, année au cours de laquelle le maximum de données ont été recueillies, il existait une forte corrélation entre la fréquence des accouplements avant la ponte et le nombre des oiseaux présents (figure 22).

Les tentatives d'accouplement ont été enregistrées à compter du 9 juin 1975. Des observations occasionnelles faites plus tôt dans la saison indiquent que ce comportement est inhabituel avant le 9 juin. Les fréquences maximales des tentatives d'accouplements coïncidaient avec la pré-ponte, mais il n'y avait pas de corrélation significative entre les fréquences quotidiennes et la fréquence d'accouplement (r = 0,414, N = 13, P>0,05). Le rapport entre les accouplements réussis et les tentatives d'accouplement était en corrélation étroite avec la fréquentation des oiseaux (r = 0,582, N = 13, P<0,05), ce qui révèle que les tentatives d'accouplement avaient relativement plus de chances de se produire quand les oiseaux étaient peu nombreux.

Les accouplements et les tentatives d'accouplement s'effectuaient souvent quelques secondes après l'arrivée de l'un des partenaires, ce qui permettait d'identifier le sexe de l'oiseau arrivant. Aucun accouplement inversé n'a été observé chez les couples identifiés par une marque. Avant la

ponte, en 1975, 80 % (N = 138) des oiseaux qui s'accouplaient à leur arrivée étaient des mâles, de même que 74 % (N = 22) de ceux qui tentaient de s'accoupler. Les données indiquent que la proportion des sexes parmi les oiseaux arrivant dans la colonie variait avec le moment de la journée, les femelles représentant une plus grande proportion dans la matinée que dans l'après-midi (tableau 8). D'autres preuves de la variation des horaires de fréquentation de la colonie selon le sexe ont été relevées chez les oiseaux recueillis alors qu'ils se dirigeaient vers la colonie. Sur 23 oiseaux recueillis entre 12 et 13 h le 23 mai et le 4 juin 1976, 17 étaient des mâles (P = 0,017, test binomial).

La fréquence des combats enregistrés dans le secteur G3 avant la ponte en 1975 et 1976 a été le plus élevée au cours des dix dernières journées précédant la ponte, les taux maximaux étant de 16,8 combats/100 oiseaux/heure en 1975 et de 25,2 combats/100 oiseaux/heure en 1976 (figure 23). Au cours des deux années, la fréquence des combats a diminué dès le début de la ponte et, en 1976, elle n'a pas dépassé 20 combats/100 oiseaux/heure jusqu'en août. Il est étonnant de constater qu'aucune corrélation significative n'a été établie entre la fréquence des combats et le nombre d'oiseaux présents (r = 0,268, N = 16, P>0,1), mais il existait une corrélation positive significative entre les combats et la fréquence des arrivées dans le secteur (figure 24).

Tableau 8
Sexe des oiseaux en activité d'accouplement ou en tentative d'accouplement dès leur arrivée, par rapport au moment du jour, avant la ponte, en 1975

Heure (HAC)	Accouplement*			Tentatives d'accouplement			Nb. d'arrivants qui se sont livrés à un accouplement
	N	Mâle	Femelle	*N*	Mâle	Femelle	
Avant 12 h	24	15	9	8	7	1	32
Après 12 h	114	96	18	14	10	4	128
Total	138	111	27	22	17	5	160

* Vérification du rapport entre le sexe et le moment du jour, chi^2 = 5,94, P<0,02.

Malheureusement, nous n'avons pas étudié l'agressivité des oiseaux à leur arrivée dans la colonie, les premières observations systématiques de 1976 ayant été faites le 27 mai. Jusqu'à cette date, le nombre maximal journalier d'oiseaux était cependant inférieur à 50 % du nombre de couples reproducteurs relevé par la suite, et il semble que de nombreux sites n'avaient pas encore été occupés. Une fréquence de plus de 20 combats/100 oiseaux/heure n'a été enregistrée qu'après le 3 juin, date où le total journalier a dépassé le nombre de couples reproducteurs. En 1975, le modèle des combats révélait une période d'agressivité maximale manifeste entre les 10 et 17 juin, probablement due aux occupants du site qui affirmaient leur droit de possession. En 1976, une tendance similaire, bien que moins évidente, a été constatée.

En 1975, au cours des deux périodes d'observation de 24 heures sur 24 effectuées avant la ponte, la fréquence des combats ne suivait aucun modèle diurne. Les écarts dans la fréquence des combats enregistrée en 1975 et 1976 peuvent être dus aux différents observateurs impliqués, mais les comparaisons intra-annuelles devraient être valables.

4.2. Ponte et incubation

La ponte a été surveillée entre 9 h 45 et 17 h 10 (N = 25), mais les observations étant concentrées pendant cette période, le maximum quotidien n'est pas nécessairement indiqué. La ponte prenait de 2 à 5 minutes, au cours desquelles la femelle se levait en étirant ses pattes et en repliant la queue sous le corps afin que son cloaque soit dirigé vers l'avant, en direction de la falaise. Afin de se maintenir en équilibre, l'oiseau s'appuyait contre une paroi rocheuse verticale, s'il y en avait une à proximité, ou déployait ses ailes, et en recouvrait parfois le dos des occupants adjacents. Le mâle était parfois présent pendant la ponte et, à une occasion, il a semblé empêcher l'oeuf de tomber en bas de la corniche (B. Dodge), mais un tel comportement n'était pas habituel.

Les accouplements cessaient dès la ponte de l'oeuf. Dans quelques cas, des mâles arrivant juste après la ponte avaient tenté de s'accoupler, mais avaient été repoussés par la femelle. La première relève d'incubation effectuée par le mâle était exceptionnellement longue (environ 48 heures, figure 25), mais, par la suite, les périodes d'incubation ne dépassaient pas en moyenne 24 heures. La fréquence des relèves augmentait au fur et à mesure que la saison progressait, passant d'environ une par jour à la fin juin à deux ou plus à la fin juillet et en août (figure 26). Dès le cinquième jour, la fréquence des relèves n'était pas fonction du temps qui s'était écoulé depuis la ponte, et semble être due à des facteurs saisonniers plutôt qu'évolutifs.

Les oiseaux venus prendre la relève ne procédaient pas immédiatement à cet échange. Dans le secteur S1, pendant dix jours de la fin juillet 1977, le temps écoulé entre l'arrivée et la relève pouvait varier de quelques minutes à 1,5 heure (figure 27), et cet intervalle est passé d'une médiane de 1,5 minute le 28 juin, à 11 minutes le 31 juillet (figure 28).

Après une relève, l'oiseau libéré de sa tâche s'envolait habituellement pendant quelques minutes, adoptant la plupart du temps le vol papillon pendant les premiers instants. D'après les observations faites à partir de la plage au pied des falaises, en juillet, la plupart des oiseaux quittant les falaises en exécutant le vol papillon se posaient sur la mer, tandis qu'une grande proportion de ceux qui se déplaçaient sans adopter le vol papillon revenaient immédiatement sur les falaises (tableau 9). Ces derniers oiseaux étaient sans doute des non-reproducteurs. Dans le cas des Godes, le vol papillon est souvent exécuté par couple, et quelquefois par groupe de trois oiseaux volant l'un près de l'autre (Conder, 1950). Ces oiseaux tracent souvent des cercles et se posent ensemble sur la même corniche, ce qui indique que la signification de cette parade peut différer entre les deux espèces. Chez la Marmette de Brünnich, ce rituel est difficile à comprendre puisque, dans la majorité des cas, l'oiseau qui prend son vol n'est plus dans le champ de vision de son partenaire dès qu'il a quitté la corniche.

Les relèves d'incubation ont eu lieu pendant toute la période de 24 heures et aucun modèle précis de variation diurne n'a été mis en évidence au cours d'observations individuelles, bien que deux périodes d'échanges maximales aient eu tendance à se produire à 6 h et à 18 h. Selon les relevés d'oiseaux tués pendant leur trajet vers la colonie, il est apparu que les deux sexes suivaient, comme avant la ponte, différents horaires de présence dans la colonie durant l'incubation. Onze oiseaux sur 15 tués entre 10 h et 17 h le 15 juillet 1976 étaient des mâles, comme l'étaient les six autres tués à la même date et au même moment en 1977 (P = 0,12 et 0,03, test binomial), cependant que parmi les 16 oiseaux recueillis entre 22 h et 24 h le 30 juin 1977, il y avait autant de femelles que de mâles.

Tableau 9
Fréquence du << vol papillon >> par rapport au nombre d'oiseaux se posant ou non sur la mer.* Les observations ont été faites depuis la plage, au pied de la colonie, côté est de la falaise, les 19, 23 et 26 juillet 1977

Comportement au départ	Oiseaux se posant sur la mer	Oiseaux ne se posant pas sur la mer	*N*
<< Vol papillon >>	10	2	12
Vol normal	16	35	51

* $Chi^2 = 10,82$ (après correction de Yates), $P<0,01$.

L'observation des couples de sexe connu dans le secteur U a fourni d'autres preuves sur les horaires des deux sexes au cours de l'incubation. Nous avons prélevé les oeufs des cinq sites. Entre cette date et celle de la ponte d'un autre oeuf, les mâles étaient présents pendant 66 % des journées-site au cours des dénombrements journaliers (effectués entre 17 h et 18 h), probablement parce que les femelles passaient la plus grande partie de leur temps à se nourrir pour répondre à la demande additionnelle d'énergie qu'exige la production d'un oeuf. Le nombre de mâles a dépassé le nombre de femelles pendant huit jours d'observation sur neuf (P = 0,02, test binomial). Par contre, après la ponte des cinq oeufs, les femelles ont fréquenté le site pendant 75 % des journées-site et étaient plus nombreuses que les mâles, sauf au cours d'une journée entre le 22 juillet et le 8 août, (tableau 10).

Tableau 10
Présence des couples marqués pendant l'intervalle entre le prélèvement des oeufs et la ponte suivante (du 7 au 18 juillet) et après cette dernière (du 22 juillet au 8 août), dans le secteur U, en 1977

Date	Journées-site totales		Probabilité binomiale
	Mâle présent	Femelle présente	
du 7 au 18 juillet	29(66)*	15(34)	0,025
du 22 juillet au 8 août	26(25)	76(75)	0,001

* Les valeurs entre parenthèses sont des pourcentages.

Lors des relèves d'incubation observées entre 14 h et 18 h chez les couples de sexe connu, le mâle remplaçait la femelle (N = 21, PE0,001, test binomial). Si cet échantillon est représentatif de l'ensemble de la population, il indique que, pendant cette période de la saison, les femelles couvent au début de la journée et les mâles prennent la relève au cours de l'après-midi. En fait, la plupart des relèves chez les couples reproducteurs avaient lieu entre 17 et 18 h, et l'arrivée synchronisée des mâles expliquerait alors le maximum des relèves enregistré à 18 h. L'autre sommet observé à 6 h semble indiquer le phénomène inverse, les femelles remplaçant les mâles sur la majorité des sites. L'horaire adopté pour l'incubation par les couples de sexe connu, lesquels ont tous produit un deuxième oeuf, n'est probablement pas représentatif du début de la période d'incubation alors que la faible fréquence des relèves exclut l'éventualité de couvaisons d'une durée de 12 heures.

Les vocalisations au cours des périodes d'incubation et d'élevage des oisillons comportent un son décrit par Pennycuik (1956) comme un cri rieur, profond et guttural : << haw-haw-haw... >> . Tuck (1961) a décrit la façon dont ce cri se répand lentement dans toute la colonie, particulièrement la nuit, les oiseaux se répondant à tour de rôle. Les oiseaux se lèvent pour émettre leur cri, le bec abaissé en direction de l'oeuf ou de l'oisillon, ce qui permet de supposer que ce rituel a pour fonction d'apprendre à l'oisillon à reconnaître la voix de son parent. L'effet de réaction en chaîne peut alors s'expliquer par le besoin de chaque oiseau de rappeller à son oisillon son propre cri après avoir entendu les cris des oiseaux voisins. Le fait que cette succession de cris se produise le plus souvent la nuit (selon des observations occasionnelles pendant la présente étude) implique que c'est une habitude manifestée principalement par le mâle; cette explication est logique puisque c'est ce dernier qui accompagne l'oisillon à son envol, alors que la reconnaissance de la voix est d'une importance capitale (voir la section 4.8 du présent chapitre).

4.3. Période d'élevage

Deux périodes d'observations continues de 24 heures effectuées les 24 et 27 août dans le secteur U indiquent que les deux parents convaient presque sans interruption pendant 12 heures chacun ; les femelles arrivaient et prenaient la relève entre 23 h et 3 h principalement, et les mâles entre 12 h et 15 h (figure 29). Une relève se produisant à tout autre moment était habituellement suivie assez vite d'une autre relève, de sorte que la majorité des oiseaux présents entre 15 h et 23 h étaient des mâles, tandis qu'entre 3 h et 12 h, la majorité étaient des femelles.

P.G.H. Evans et son équipe (communication personnelle), installés sur l'Île Horse Head, à 24 km au sud de la grande colonie de Marmettes de Brünnich à Agparssuit, dans l'ouest du Groenland, et à environ la même latitude que l'Île Prince-Léopold, ont compté, sur une période de 24 heures, le nombre de marmettes passant au nord et au sud par le détroit, en direction de l'est de l'île, vers la fin de l'incubation et le début de la période d'élevage. Ils ont constaté deux déplacements maximaux d'oiseaux vers la colonie à 2 h et à 12 h, lesquels correspondaient, semble-t-il, aux arrivées des femelles et des mâles respectivement. Le mouvement des oiseaux en partance était plutôt différent, avec un léger sommet à 2 h, correspondant vraisemblablement au départ des mâles, et un autre beaucoup plus important à 18 h. Ce dernier sommet peut représenter l'exode de la majorité des explorateurs.

En supposant que les femelles couvaient principalement le matin, il est possible de comparer la quantité relative de poissons rapportés par les deux parents. Il n'y avait pas de différence dans la fréquence de nourrissage entre les deux sexes les 24 et 27 août, les mâles ayant ramené plus souvent de nourriture que les femelles en 9 sites et les femelles plus souvent que les mâles en 11 sites (tableau 11).

En moyenne, dans environ la moitié des cas, les oiseaux ramenant de la nourriture prenaient la relève de celui qui couvait, mais ceci dépendait en partie de la fréquence de nourrissage. Le 19 août 1977, alors que cette fréquence n'atteignait que le tiers de la moyenne en raison d'une tempête de neige, 89 % des oiseaux rapportant de la nourriture ont pris la relève. Les oiseaux rapportaient jusqu'à quatre articles de nourriture à la fois et, exceptionnellement, jusqu'à dix (tableau 12), bien que dans ce dernier cas, les articles aient été très petits et les intervalles entre les périodes de nourrissage aient été courts.

Tableau 11
Nombre de poissons apportés aux oisillons par les deux parents dans le secteur U, les 24 et 27 août 1977

N° du site	24 août		27 août	
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
Couples marqués*				
12	4	4	2	2
24	2	1	1	3
25	2	2	4	3
77	1	3	1	2
Sous-total	9	10	8	10
Couples non identifiés				
6	2	3	3	4
13	10	2	3	4
17	4	2	-	-
19	1	2	-	-
20	0	4	-	-
21	3	4	3	3
22	4	3	3	2
23	2	1	2	2
29	3	4	1	2
55	-	-	5	3
78	-	-	4	3
Sous-total	29	25	24	23
Total	38	35	32	33

* Couples marqués dont le sexe des deux oiseaux était connu.

Si l'oiseau ramenant du poisson prenait la relève du couveur, les deux oiseaux passaient plus de temps sur le site que s'il n'y avait pas de relève. Mais la différence n'était pas très grande. La durée du séjour des deux parents était cependant inversement proportionnelle à l'âge de l'oisillon, particulièrement jusqu'à l'âge de dix jours (figure 30) et cette corrélation explique la baisse apparente de la durée en fonction de la date (figure 31).

Lorsque l'oisillon a atteint l'âge de dix jours, les parents ne peuvent plus l'alimenter assez rapidement pour maintenir le taux maximal d'augmentation de poids (Chapitre IV, section 3) et, par conséquent, semble-t-il, le temps de fréquentation du site par les parents atteint alors un seuil minimal. C'est ce qui expliquerait aussi la similitude du temps moyen passé auprès de l'oisillon aux mêmes dates en 1976 et en 1977, malgré les différences dans les fréquences de nourrissage. En comparant séparément les oisillons de moins de dix jours et ceux de plus de dix jours, une tendance saisonnière apparaît (tableau 13), ce qui reflète peut-être la nécessité chez les parents d'accélérer autant que possible la croissance des derniers oisillons éclos.

Les oiseaux s'éloignant de leur site après une relève effectuaient généralement le vol papillon, puis piquaient vers la mer à environ 500 m de la colonie. Par contre, lorsqu'il n'y avait pas eu de relève, le vol papillon

était moins courant et les oiseaux quittant la colonie s'en éloignaient jusqu'à ce qu'ils soient hors de vue et se dirigeaient probablement vers leur aire d'alimentation (tableau 14). Ces derniers ne formaient pas nécessairement des volées tant qu'ils restaient à portée de vue de l'Île, contrairement à la quasi-totalité des oiseaux s'éloignant de la mer.

Tableau 12
Nombre de poissons rapportés par les oiseaux entre les relèves d'incubation, dans le secteur U, les 24 et 27 août 1977

Date	Nombre de poissons										Quantité médiane de nourrissages/oiseaux
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
24 août	23	8	4	5	-	-	-	-	-	1	1,56
27 août	10	7	8	2	-	-	-	-	-	-	1,37

Tableau 13
Temps écoulé entre l'arrivée de l'oiseau et la relève, après le nourrissage des oisillons, en fonction de la date et de l'âge des oisillons, en 1976 et 1977

Date	Temps moyen (minutes) Oisillon âgé de		Mann-Whitney *U*	*P* (deux queues)
	< 10 jours	> 10 jours		
31 juillet 1976	20,67 (9)*	-	-	-
7 août 1977	16,70 (20)	2,60 (5)	7	0,002
12 août 1977	6,69 (13)	2,73 (15)	137	0,068
18 août 1977	5,33 (6)	1,94 (35)	63	0,120

* Les chiffres entre parenthèses représentent les tailles des échantillons.

Tableau 14
Comportement des oiseaux s'éloignant du site après le nourrissage de leur oisillon, en fonction de la présence ou de l'absence d'une relève

Comportement du groupe	Avec relève	Sans relève	Chi^{2}*	*P*
a. Vol papillon	15	2	4,62	<0,05
b. Sans vol papillon	7	8		
a. Se posent sur la mer	17	0	13,53	<0,01
b. S'éloignent hors du champ de vision	5	10		

* Tient compte de la correction de continuité de Yates.

Birkhead (1976a) et Ashcroft (1976), au cours de leurs travaux respectifs sur la Marmette commune et le Macareux moine (*Fratercula arctica*), ont remarqué que les départs de certaines petites zones de la colonie ont plus tendance à être synchronisés qu'à se faire au hasard. Ashcroft a aussi

découvert que les arrivées sont nettement synchronisées et les deux auteurs ont comparé leurs résultats d'après la théorie du << centre d'information >> (proposée par Ward et Zahavi, 1973) qui prévoit un regroupement de départ dans le cas où les oiseaux se transmettent des indices sur l'emplacement des aires d'alimentation.

Sur l'Île Prince-Léopold, les départs des occupants n'étaient pas réellement synchronisés, ce qui n'est pas surprenant puisque la plupart des oiseaux se posaient sur la mer au lieu de se rendre directement aux aires d'alimentation. Au cours de la période d'élevage dans le secteur S1, les arrivées révélaient une tendance très proche d'une distribution aléatoire laissant entendre que, si les oiseaux provenant de la même partie de la falaise fréquentaient la même aire d'alimentation, ils ne manifestaient aucune tendance à synchroniser leur retour dans la colonie. Cette déduction était confirmée par l'observation des volées se dirigeant vers la colonie au cours de la période d'élevage. Les volées se disséminaient à environ 0,5 km des falaises, les oiseaux se dispersant sur une vaste superficie de la colonie. Le manque de synchronisation dans les arrivées et les départs des oiseaux dans la colonie n'est pas une preuve suffisante pour réfuter la théorie du centre d'information, mais cela implique, s'il y a échange d'information, que ce dernier n'a pas lieu sur les falaises. Ce phénomène est analysé plus en détail au Chapitre V, section 4.7.

4.4. Comportement des explorateurs

Selon plusieurs observations, la proportion des explorateurs visitant la colonie était à la hausse au cours de l'été. La fréquence des arrivées des explorateurs dans le secteur S1 est passée, en 1975 et 1977, d'une moyenne de 10 arrivées/heure au début de juillet, à plus de 50 arrivées/heure en août et, en 1977, les fréquences maximales ont dépassé 130 arrivées/heure (figures 32 et 33). En 1975, les corniches du secteur G1 ont fait l'objet de comptages distincts au cours des calculs journaliers. Sur les corniches où il n'y avait pas d'oeufs et où, par conséquent, les oiseaux présents étaient probablement des non-reproducteurs, le taux d'augmentation a progressé graduellement jusqu'au 14 juillet et a accéléré brusquement après cette date pour atteindre un sommet à la mi-août (figure 33).

Les variations de la fréquence des arrivées des explorateurs et de leur temps de fréquentation sur les falaises peuvent s'expliquer soit par les variations du comportement d'individus, soit par les variations de la composition du segment explorateur de la population au cours de la saison. D'après les observations occasionnelles, il apparaît qu'au cours des trois ans, une importante arrivée de nouveaux explorateurs a eu lieu entre le 15 et le 20 juillet. A cette époque, d'importantes volées de marmettes apparaissaient, dans un mouvement de va-et-vient parallèle aux falaises. Ce comportement était similaire à celui remarqué juste après l'arrivée des premières marmettes en mai, sauf que les volées observées en juillet se déplaçaient habituellement à une grande altitude, au niveau du sommet des falaises ou plus haut. A leur arrivée, ces oiseaux n'essayaient pas de se poser sur les falaises, mais traçaient des cercles au-dessus de la mer lorsqu'ils atteignaient la limite de la colonie. Leur comportement laisse supposer qu'ils visitaient pour la première fois la colonie, du moins au cours de cette année-là.

Le comportement d'au moins une partie des oiseaux quittant les falaises a également changé dans la deuxième moitié de juillet. En juin, la plupart des oiseaux observés au départ des falaises s'envolaient soit pour se poser sur la mer, soit pour retourner à terre à quelques mètres du point de départ. Par contre, le 15 juillet environ, une grande proportion des oiseaux observés lors de leur départ de la colonie traçaient des cercles au-dessus de la mer puis

retournaient sur terre à une certaine distance de leur point de départ, ce qui indique que ces individus ne manifestaient aucun attachement pour un site particulier (figure 34). Certains exemples des trajectoires des oiseaux observés lors de leur départ des falaises le 26 juillet 1977 sont mentionnés ci-après (AJG) :

1) L'oiseau décrit des cercles au-dessus de la mer, revient et vole près de la falaise, à 200 m du point de départ ; il décrit de nouveau des cercles et rase le sol à 100 m du point de départ, décrit des cercles au-dessus de la mer, puis retourne finalement à terre, à 150 m du point de départ en battant des ailes et puis tombe en bas de la falaise après 15 secondes.

2) L'oiseau décrit des cercles au-dessus de la mer et en battant des ailes, revient à terre, à environ 40 m du point de départ. Il est presque immédiatement attaqué à coups de bec par un autre oiseau et tombe en bas de la falaise.

3) L'oiseau décrit des cercles, revient toucher la falaise à 30 m du point de départ, mais s'envole immédiatement, décrit des cercles au-dessus de la mer, revient toucher le sol à 60 m du point de départ, décrit des cercles puis se pose finalement à 10 m du point de départ.

Parmi la foule de marmettes fréquentant les falaises, il était difficile d'observer pendant longtemps un oiseau en particulier, mais il était évident qu'à ce moment de la saison, certains explorateurs passaient une grande partie de leur temps à voler à proximité de la colonie.

Le temps de fréquentation des explorateurs sur les falaises a été enregistré au cours de plusieurs périodes d'observation dans le secteur S1 et variait entre quelques secondes et plus d'une heure (figure 35). La plupart des oiseaux se posaient sur les larges corniches peu fréquentées, généralement près du bord donnant sur la mer (figure 36). À leur arrivée, les oiseaux exploraient fréquemment le secteur à pied, s'asseyant à l'occasion pour quelques instants et établissant des contacts avec les occupants du site et d'autres explorateurs. Certaines explorations représentatives sont présentées à la figure 37.

Après avoir été becquetés par les occupants du site, les explorateurs battaient généralement en retraite et comme il n'y avait pas de représailles, ces interactions n'étaient pas considérées comme des combats. Néanmoins, les occupants manifestaient habituellement de l'agressivité face aux explorateurs et 25 % (N = 57) de ces derniers, qui ont été observés dans le secteur S1, sont partis à la suite d'interactions agressives avec les occupants.

La fréquence des arrivées des explorateurs variait avec le moment du jour d'une façon similaire à la variation dans le nombre d'oiseaux. Au cours de la période d'incubation (juillet), les arrivées étaient les plus fréquentes à 6 h, avec un sommet peu significatif à 14 h. Pendant l'élevage des oisillons, la grandeur relative des deux sommets était inversée, le plus élevé ayant été observé entre 12 h et 16 h (figure 38).

Au cours de la deuxième moitié d'août, pendant les trois ans, un petit nombre de marmettes arborant leur plumage d'hiver ont été observées sur l'eau, au pied des falaises, mais jamais sur les falaises mêmes. Il semble qu'il s'agissait d'oiseaux dans leur première année et qui n'auraient pas subi la mue du printemps. Si tel est le cas, il appert que de jeunes oiseaux arrivent sans

cesse à proximité de la colonie jusqu'à la fin de la saison ; toutefois, puisqu'ils ne fréquentent pas les falaises, ils n'influent pas sur le nombre d'oiseaux présents.

4.5. Rôle des explorateurs dans les variations de fréquentation de la colonie

La similitude entre les variations saisonnières et journalières de la fréquence des arrivées des explorateurs et les variations du nombre d'oiseaux révèle que l'activité des explorateurs constitue peut-être un facteur capital dans la détermination des modèles de fréquentation observés dans la colonie. La variation de l'importance des fluctuations saisonnières entre les secteurs, mentionnée dans la section 3.2 du présent chapitre, confirme également cette hypothèse. Malheureusement, il n'a pas été possible de déterminer le statut des oiseaux présents lors d'un bref comptage et, par conséquent, nous devons comprendre le rôle des explorateurs dans les modèles généraux de fréquentation de la colonie pour pouvoir utiliser les données de dénombrements dans la surveillance des variations des niveaux de la population.

Les données recueillies lors des périodes d'observation de 24 heures en 1975 indiquent une corrélation significative entre le nombre d'explorateurs arrivant au cours d'une heure et le nombre total d'oiseaux à la fin de cette heure. Le pourcentage de la variation journalière de la population dû à la fréquence des arrivées des explorateurs était élevé les 12 et 17 juillet, et de nouveau à partir du 8 août, et, sur neuf des douze périodes d'observation, il a dépassé le pourcentage de la variation dû à l'arrivée des occupants (figure 39). Cependant, une corrélation marquée a été établie entre la fréquence des arrivées des explorateurs et la fréquence des relèves d'incubation (figure 40) ; par conséquent, les effets déterminés par les explorateurs et les occupants sont probablement additifs.

Les dénombrements effectués durant les périodes d'observation de quatre heures dans le secteur S1 en 1977 ont révélé que le nombre d'oiseaux présents était en corrélation positive avec la fréquence des arrivées des explorateurs (r = 0,546, N = 22, P<0,01) et cette corrélation était encore plus forte en omettant la première période d'observation (le 28 juin) et les deux dernières (les 27 et 30 août) (r = 0,758, N = 19, P<0,01). Une transformation au $\log_{10}$ a davantage amélioré cette corrélation en expliquant 61 % de la variation des dénombrements effectués du 1er juillet au 24 août inclusivement (figure 41). Les dénombrements étaient également en corrélation positive avec le nombre d'arrivées des occupants (r = 0,646, N = 19, P<0,01), mais selon une analyse de régression multiple progressive, la fréquence des arrivées des occupants ne faisait pas augmenter de façon significative le pourcentage de la variation dû à la seule arrivée des explorateurs.

La fréquence des arrivées des explorateurs a été analysée en fonction des conditions atmosphériques enregistrées pendant la période d'observation commençant le 25 juillet. Une corrélation négative significative a été déterminée avec la vitesse du vent (r = -0,700, N = 14, P<0,01) et une corrélation positive avec la visibilité (r = 0,710, N = 14, P<0,01). D'après l'analyse de la régression multiple progressive, ces deux corrélations ont été déterminantes, expliquant 64 % de la variation de la fréquence des arrivées.

L'effet de la fréquence des arrivées sur le nombre des oiseaux présents doit être déterminé en calculant le temps passé par les divers oiseaux dans le secteur après leur arrivée. Malheureusement, la durée des visites était difficile à évaluer puisqu'en l'absence de marque d'identification sur les oiseaux, les individus doivent être observés sans interruption et le risque de perdre leur trace augmente avec leur temps de séjour dans la colonie.

Cependant, la relation non linéaire entre la fréquence des arrivées et la fréquentation indique que les visites au cours des périodes où la fréquence des arrivées était élevée ont dû être plus courtes que lorsque les arrivées étaient peu nombreuses.

Nous avons consigné la durée des visites des occupants pendant toute la journée du 31 juillet 1976, ce qui nous a permis de calculer le nombre moyen de sites où les deux membres du couple étaient présents. L'apport des explorateurs aux variations de fréquentation dans la colonie apparaît clairement lorsque l'apport des occupants est connu (figure 42), et il semble avoir été particulièrement marqué le 31 juillet, alors que la vitesse croissante du vent et la diminution de visibilité au cours de la période d'observation ont apparemment fait baisser brusquement la fréquence des arrivées. Le pourcentage de la variation de la fréquentation dû à la fréquence des arrivées des explorateurs était de 69 %, soit le taux le plus élevé pour toutes les observations effectuées en 1975.

Le 21 août 1976, au cours d'observations semblables, ce n'est pas la fréquence des arrivées des explorateurs qui a permis de déterminer les variations de fréquentation, mais plutôt la présence des oiseaux dans les sites où les oeufs n'étaient pas éclos ou dans ceux où l'oisillon avait pris son envol. La proportion de ces sites occupés a été relevée toutes les deux heures et la fréquentation a diminué brusquement après 16 h, au moment où la fréquence des arrivées des explorateurs était à la hausse (figure 43). Après que la majorité des oisillons aient pris leur premier envol, les différences dans le modèle de fréquentation des occupants et des explorateurs peuvent peut-être expliquer pourquoi, les 27 et 30 août 1977, le nombre d'oiseaux présents était inférieur au niveau prévu par la régression des comptages des arrivées pendant le reste de la saison.

Le pourcentage relativement faible de la variation journalière des comptages dû à l'arrivée des explorateurs, au cours des périodes d'observation des 22 et 28 juillet et du 3 août 1975 (figure 39), peut être lié à l'afflux de jeunes oiseaux à la mi-juillet, selon l'hypothèse susmentionnée (voir la section 4.4 du présent chapitre). Dès leur arrivée dans la colonie, ces oiseaux ne feraient probablement que de très courtes haltes sur les falaises et c'est pourquoi la fréquence élevée des arrivées au cours de cette période n'est pas nécessairement en corrélation avec les comptages élevés.

D'après l'analyse précédente, il semble que de la mi-juillet à la mi-août, la fréquence des arrivées des explorateurs soit le facteur capital déterminant les modèles de fréquentation dans la colonie. Pendant 24 heures, les variations de la fréquence des arrivées des explorateurs sont similaires à celles des occupants et les deux groupes d'oiseaux synchronisent peut-être leur comportement en vertu d'un facteur commun, telle la variation journalière de l'abondance de la nourriture. Il semble cependant plus probable que les explorateurs modèlent tout simplement leur comportement sur celui des occupants.

Birkhead et Hudson (1977) ont utilisé les comptages maximaux des oiseaux non reproducteurs pour évaluer la proportion de ces derniers dans la population de Marmettes communes de l'Île Skomer, pays de Galles. Les Marmettes communes non reproductrices se rassemblent sur des rochers, au pied des falaises, où elles peuvent être facilement recensées. Malheureusement, aucun groupement similaire des non-reproducteurs n'a été constaté sur l'Île Prince-Léopold et il semble probable que le comportement de rassemblement, s'il en est, se présente sur la mer, au large de la colonie. Sur l'eau, les oiseaux forment souvent des groupes ou des lignes comptant jusqu'à 100 individus et, à l'occasion, ces groupes s'envolent ensemble et effectuent un mouvement de va-et-vient le long des falaises, ce qui laisse entendre qu'il s'agit d'explorateurs. Cependant, de grands nombres d'oiseaux reproducteurs se trouvent également sur la mer, au

pied des falaises, étant donné que, souvent, les oiseaux libérés de leurs tâches d'incubation ou de couvaison se rendent directement à la mer. Par conséquent, les comptages d'oiseaux sur l'eau englobent tous les oiseaux, et pas seulement les non-reproducteurs.

Néanmoins, il est possible de se faire une idée du nombre des non-reproducteurs d'après la fréquentation journalière totale des oiseaux, en évaluant le nombre de reproducteurs présents en fonction du temps passé par les deux partenaires d'un couple sur le site. En estimant la population reproductrice dans les secteurs de comptage à 850 couples (828 oeufs ont été pondus en 1976) et en supposant que les deux partenaires fréquentaient le site en moyenne une heure par jour, le nombre total d'oiseaux reproducteurs présents ne devrait pas excéder 900 individus. Les nombres maximaux au cours des comptages quotidiens étaient de 1150 en 1976 et de 1310 en 1977, ce qui permet d'évaluer le nombre des non-reproducteurs présents à 250 et à 410, ou respectivement à 13 % et 19 % de la population totale (en excluant au moins certains oiseaux âgés de moins d'un an). Les données précédentes représentent des évaluations minimales, étant donné qu'il est très improbable que tous les non-reproducteurs se retrouvent simultanément sur les falaises, mais elles sont similaires à l'estimation de 15 % calculée dans le cas de la population de l'île Skomer par Birkhead et Hudson (1977).

4.6. Agression pendant les périodes d'incubation et d'élevage

La fréquence des combats était généralement minimale pendant l'incubation, augmentant brusquement à la fin de juillet (au début de l'élevage) en 1975 et 1977 et atteignant un sommet dans la deuxième moitié d'août, après le début de l'envol (figure 44). Comparativement aux données de 1977, la fréquence des combats apparemment plus faible de 1975 est due au fait que les chiffres de 1975 ont été obtenus au cours d'observations faites toutes les deux heures, pendant 24 heures, au lieu des périodes comprises entre 14 h et 18 h en 1977, ces dernières coïncidant avec le nombre maximal d'arrivées durant l'élevage.

Comme lors de la pré-ponte, la fréquence des combats était proportionnelle à la fréquence des arrivées dans le secteur : en 1977, le plus grand nombre de combats a été relevé le 24 août, en même temps que la fréquence maximale des arrivées des explorateurs. D'après les données recueillies au cours des périodes d'observation de 24 heures en 1975, 65 % de la variation saisonnière de la fréquence des combats étaient dus à la fréquence des arrivées des explorateurs (r = 0,808, N = 11, P<0,01). En 1977, 61 % de la variation constatée pendant les périodes d'observation régulières de quatre heures étaient dus à la fréquence des arrivées des explorateurs (r = 0,780, N = 13, P<0,01) pour la période comptée à partir du début de l'éclosion, le 25 juillet, comparativement aux 36 % dus aux arrivées des occupants (r = 0,601, N = 13, P = 0,025).

Malgré la corrélation entre les arrivées des explorateurs et le nombre de combats, les explorateurs n'ont participé qu'à 43 % (N = 535) de tous les combats à partir du 25 juillet 1977, comparativement à 46 % des cas où les deux participants étaient des occupants (dans 11 % des combats, le statut de l'un des deux oiseaux était inconnu). La fréquence maximale des combats au cours de la deuxième moitié d'août semble être due en grande partie à une augmentation du nombre de combats entre les occupants (figure 45).

La fréquence des combats pendant la période d'élevage était liée à la date de l'éclosion et au nombre de voisins à proximité du site (voir le Chapitre III, section 4, pour la définition). Entre le 25 juillet et le 18 août 1977, une moyenne de 0,28 (N = 16) combat par période d'observation de quatre heures a été relevée dans les sites où les oisillons étaient éclos avant

le 31 juillet, comparativement à 0,18 (N = 23) dans les sites où les oisillons étaient éclos après le 9 août (tableau 15). Au cours de la même période, une moyenne de 0,11 (N = 36) combat par période d'observation avait lieu dans les sites sans voisins, comparativement à 0,30 (N = 48) dans les sites comportant deux ou trois voisins (tableau 16). Dans les sites choisis pour les observations du comportement, l'éclosion des oeufs se faisait légèrement plus tôt sur les sites sans voisins que dans les autres sites et, par conséquent, la date d'éclosion et le nombre de voisins semblent être deux paramètres indépendants l'un de l'autre. Une corrélation similaire entre la densité des couples reproducteurs et la fréquence du comportement agressif a été relevée dans le cas des Marmettes communes par Birkhead (1978a).

Lors de l'analyse des périodes d'observation individuelles, les oiseaux élevant des oisillons se battaient plus souvent que ceux qui couvaient leurs oeufs (tableau 17) mais moins souvent que les oiseaux n'ayant pas d'oeuf ou d'oisillon (tableau 18). Le même phénomène a été établi pour des sites individuels ; une hausse de la fréquence des combats entre les deux périodes d'observation précédant l'éclosion et les deux périodes la suivant a été constatée dans 46 sites, tandis qu'une baisse a été relevée dans 12 sites (P<0,001, test binomial). Une comparaison similaire des sites, avant et après le premier envol, a révélé une augmentation de la fréquence dans 35 sites et une baisse dans 10 (P<0,001, test binomial). La corrélation entre la date de l'éclosion et la fréquence des combats susmentionnée serait peut-être due en grande partie à une combinaison de ces deux effets. Les sites dont les oeufs ou les oisillons avaient été perdus présentaient des fréquences de combats similaires à celles des sites dont les oisillons s'étaient envolés, mais dans les sites où il n'y avait pas eu de ponte, la fréquence des combats était moins élevée (tableau 18).

Tableau 15
Fréquence des combats sur les sites où les oeufs étaient éclos, par rapport à la date de l'éclosion, dans le secteur S1, entre le 25 juillet et le 18 août 1977

Date de l'éclosion	Nombre total de combats relevés							Nombre moyen/site/période d'observation (N = 9)
	0	1	2	3	4	5	≥6	
Avant le 31 juillet	5	0	4	1	2	3	1	0,28
Entre le 31 juillet et le 3 août	5	8	6	6	7	1	2	0,26
Du 4 au 8 août	7	9	3	3	6	2	0	0,21
Après le 9 août	5	9	5	1	0	3	0	0,18
Total	22	26	18	11	15	9	3	0,23

Essai médian de corrélation : chi^2 = 4,61, P<0,05.

Tableau 16
Fréquence des combats sur les sites par rapport au nombre de voisins, dans le secteur S1, entre le 25 juillet et le 18 août 1977

Nombre de voisins	Nombre total de combats relevés*								Nombre moyen/site/période d'observation (N = 9)
	0	1	2	3	4	5	6	7	
0	13	13	8	1	1	0	0	0	0,11
1	12	14	10	6	10	7	1	1	0,25
2 ou 3	3	15	7	8	8	2	3	2	0,30
Total	28	42	25	15	19	9	4	3	0,23

* Sites-échantillons où a été relevé 0 ou 1 combat par rapport à ceux où il y en avait plus (médiane) : chi^2 = 11,37, df, 2 $P \leq 0,01$.

Tableau 17
Fréquence des combats sur les sites par rapport à la présence d'oeufs ou d'oisillons, dans le secteur S1, en 1977

Date	Nombre moyen de combats par site*		
	Sites avec oeufs	Sites avec oisillons	Sites où il n'y a pas eu de ponte
le 31 juillet	0,27(92)	0,45(29)	0,09(11)
le 3 août	0,15(68)	0,26(53)	0,09(11)
le 6 août	0,12(42)	0,37(79)	0,36(11)
le 8 août	0,10(29)	0,20(92)	0,27(11)

* Les chiffres entre parenthèses représentent les tailles des échantillons.

Tableau 18
Fréquence des combats sur les sites par rapport à la présence de l'oisillon, son premier envol ou sa disparition prématurée, dans le secteur S1, en 1977

Date	Nombre moyen de combats par site*		
	Sites avec oisillon	Sites où les oisillons avaient pris leur premier envol ou étaient disparus	Sites où il n'y a pas eu de ponte
le 18 août	0,17 (104)	0,50 (14)	0
le 21 août	0,67 (91)	0,81 (27)	0,73
le 24 août	0,44 (45)	0,68 (73)	0,27

* Les chiffres entre parenthèses représentent les tailles des échantillons.

Au cours de périodes d'observation simultanées dans les secteurs U et S1, la fréquence des combats était généralement supérieure en U, où un plus grand nombre de combats par site a été relevé sur 14 des 17 jours (P = 0,006, test binomial). La fréquence des arrivées des explorateurs par rapport aux nombre de sites était également plus élevée en U qu'en S1 au cours de toute la

période. Malgré l'étroite inter-corrélation entre la date et la fréquence des arrivées des explorateurs et les combats, la plus grande fréquence de ces deux derniers paramètres dans le secteur U indique une relation causale. Les variations de la fréquence des arrivées des explorateurs et de la fréquence des combats étaient en étroite corrélation dans les deux secteurs (figures 46 et 47).

La fréquence des combats pendant l'incubation (juillet) révélait une variation diurne relativement faible, mais au cours de l'élevage (août), il y a eu deux périodes maximales de combats à 12 heures d'intervalle, à 4 h et 16 h (figure 48), correspondant à des sommets dans la fréquence des arrivées des explorateurs. Les fréquences des arrivées au cours de chaque période de deux heures étaient en corrélation significative avec la fréquence des combats au cours de l'incubation et de l'élevage (figure 49), ce qui confirme l'importance des arrivées dans la détermination de la fréquence des combats.

4.7. Facteurs déterminant les changements saisonniers de comportement

Le comportement des occupants et des explorateurs révèle une tendance de fréquentation croissante de la colonie en été. Avant la ponte, la plupart des oiseaux fréquentant la colonie semblent être des reproducteurs ayant établi leurs sites. Nous n'avons observé aucun déplacement entre les différentes parties des falaises et tous les oiseaux se trouvaient dans des zones où une ponte a été ultérieurement constatée.

Au cours de juillet, une augmentation constante de la fréquence des relèves d'incubation et du temps de séjour au site par les deux membres du couple laisse entendre que les oiseaux ont de plus en plus de temps libre après avoir assuré leurs propres besoins de subsistance. La fréquence des relèves d'incubation finit probablement par se partager graduellement entre les deux sexes en périodes de 12 heures, comme dans le cas des relèves de couvaison. Tout accroissement de fréquence se situant au-delà de deux relèves par jour indiquerait que les oiseaux libérés de leur tâche visitent la colonie pendant ce temps, ce qui signifierait que la nourriture est alors relativement abondante.

Puisque l'augmentation du nombre total d'oiseaux en juillet et août est en grande partie déterminée par la fréquentation accrue des explorateurs, on peut supposer 1) qu'un plus grand nombre d'explorateurs arrivent dans les environs de la colonie, 2) que ceux qui sont présents passent plus de temps sur les falaises. La première supposition est confirmée par les changements de comportement des explorateurs constatés en juillet, mais les deux suppositions semblent entrer en jeu. Dans le premier cas, il semblerait que les variations des conditions permettent aux oiseaux qui n'avaient encore jamais visité la colonie de la fréquenter, et dans le deuxième cas, que les explorateurs, comme les reproducteurs, ont beaucoup plus de temps pour y séjourner.

Selon une hypothèse générale qui tient compte de tous les phénomènes observés, l'accessibilité de la nourriture des oiseaux fréquentant la colonie augmente pendant la saison. Cette augmentation est peut-être due à une hausse de la densité ou de l'accessibilité (y compris une augmentation des captures) des proies dans la même aire d'alimentation, ou à une variation de la répartition des proies, réduisant le temps moyen de parcours entre la colonie et l'aire d'alimentation. Cette hypothèse explique également certaines variations observées entre les modèles de fréquentation en 1976 et 1977.

Avant la ponte, la fréquentation journalière était moins élevée en 1977 qu'en 1976 jusqu'au 25 juin. Toutefois, après le début de juillet, les comptages étaient uniformément plus élevés en 1977. La ponte s'est effectuée plus tard en 1977 qu'en 1976 et le volume des oeufs était plus petit, ce qui implique que la nourriture était relativement rare avant la ponte en 1977.

Cependant, la fréquence des visites de nourrissage et le taux de croissance des oisillons laissaient entendre qu'à la fin de juillet et en août, la nourriture était plus abondante en 1977 qu'en 1976 (voir le Chapitre IV). La relation entre les prévisions de l'accessibilité de la nourriture fondées sur les dates de la ponte, la croissance des oisillons et les variations du nombre d'oiseaux fréquentant la colonie confirme l'hypothèse selon laquelle le niveau de fréquentation dans la colonie témoigne de l'accessibilité relative de la nourriture. Le modèle typique de l'augmentation de la fréquentation en été est donc principalement déterminé par les variations du nombre et/ou de la répartition des proies présentant une tendance similaire d'une année à l'autre.

Selon cette hypothèse, les variations des conditions atmosphériques au cours de la saison n'entraînent que des variations secondaires dans la fréquentation de la colonie. Les conditions atmosphériques peuvent influer sur la capacité de la marmette à trouver de la nourriture ou à se poser sur les falaises, ce qui peut faire varier la fréquentation. Au cours des périodes de grand vent et de mauvaise visibilité, les oiseaux étaient souvent projetés sur les parois des falaises, alors qu'ils tentaient de se poser. D'autres oiseaux se posaient à terre en transportant du poisson, se promenaient dans le secteur pendant quelques instants, puis repartaient, s'étant apparemment trompés de site. Des conditions défavorables peuvent avoir des conséquences encore plus graves en limitant les visites des explorateurs dans la colonie. Sauf dans des conditions extrêmes comme celles du 19 août 1977, rien n'indiquait que le temps ralentissait le taux d'approvisionnement des oisillons, et il semble qu'au cours de l'élevage, l'alimentation est relativement peu affectée par le temps.

Avant la ponte, les conditions atmosphériques influent considérablement sur le nombre d'oiseaux fréquentant la colonie. Au cours de cette période, un grand nombre d'oiseaux se nourrissent le long de la banquise côtière, et Bradstreet (1977) a démontré que l'attrait de cette zone d'alimentation est considérablement réduit par la vitesse et la direction du vent. Avant la ponte, les variations de la fréquentation en fonction des conditions atmosphériques peuvent par conséquent être indirectement déterminées principalement par les effets du temps sur le succès de l'alimentation. La corrélation marquée entre l'amplitude des changements de pression barométrique et le nombre d'oiseaux fréquentant la colonie semble indiquer que les marmettes peuvent déceler de tels changements et ainsi prévoir les conditions atmosphériques qui influeront sur le succès de l'alimentation. Sinon, il serait difficile de comprendre pourquoi les marmettes réagissent aux changements de pression. Plus tard dans la saison, certains effets peuvent être directs, notamment la capacité des explorateurs à se poser sur les falaises.

L'important rôle des explorateurs dans la détermination des variations de fréquentation indique qu'il devrait exister une corrélation entre la présence de ces oiseaux n'ayant aucune attache territoriale dans la colonie et la variabilité des comptages journaliers. La période de fréquentation maximale des explorateurs (dans la première moitié d'août) correspond cependant en réalité à la période de variation minimale des comptages quotidiens (voir la section 3.2 du présent chapitre). Ce phénomène est en partie attribué au fait qu'après le début d'août, tous les oiseaux qui fréquenteront la colonie au cours de la saison sont déjà arrivés, d'où une stabilisation des effectifs. Il révèle également que les réserves de nourriture sont très stables à ce moment de la saison, et il semble logique que la reproduction des marmettes soit prévue de façon que les oisillons puissent être nourris au moment où les réserves sont les plus fiables.

4.8. Comportement au moment de l'envol

L'envol des oisillons n'a été observé qu'entre 16 h 10 et 3 h. Au début de la période des envols, la plupart des oisillons quittaient les falaises entre 22 h et 2 h, soit pendant les périodes les plus obscures (figure 50). Le 22 août 1977, cependant, 59 % (N = 41) des envols du secteur S1 ont eu lieu entre 16 h et 20 h, atteignant un taux maximal de 37 % entre 17 h et 18 h. Ce soir-là, 28 % des oisillons des secteurs d'étude sont partis des falaises, ayant été retenus au cours des jours précédents en raison des conditions atmosphériques défavorables (voir le Chapitre III, section 2.3).

Quelques jours avant l'envol, le comportement des oisillons et de leurs parents s'est modifié. Les oisillons étaient moins couvés, les parents se levant et s'éloignant parfois de 10 à 20 cm de leurs sites, alors que les petits se livraient fréquemment à des séances de battements d'ailes. Les oisillons sur le point de s'envoler émettaient alors pour la circonstance un cri fort, dissylabique, << piu-piu >>, signifiant généralement qu'ils s'envoleraient au cours de la nuit. Par intermittence, le parent faisait entendre les sons << arr >> , similaires à ceux émis au cours du cérémonial d'arrivée. Juste avant l'envol, les deux cris semblaient être plus forts et plus fréquents.

L'ordre exact des événements à l'envol variait considérablement. En général, l'oisillon s'approchait plusieurs fois du bord de la corniche et regardait en bas, retournant entre temps à son site. Dans certains cas, le parent le suivait, sinon il restait assis dans le site. Les oisillons ne quittaient pas la corniche à moins d'être accompagnés d'un parent. Au bord de la corniche, ils effectuaient des mouvements d'inclinaison dont la fréquence augmentait habituellement juste avant de se lancer dans les airs. Ils battaient vigoureusement des ailes au départ, mais cessaient leur mouvement dès leur départ de la falaise, déployant complètement les ailes et les pattes pour piquer vers la mer, se redressant brusquement juste au-dessus de l'eau et rebondissant parfois à la surface après s'y être posés. Le parent suivait immédiatement l'oisillon et planait à une distance de 5 à 10 cm de sa queue jusqu'à ce qu'il atteigne la mer. Jusqu'à cinq explorateurs ou occupants sans oisillon accompagnaient généralement l'oisillon vers la mer où ils se dispersaient rapidement après l'atterrissage, laissant le petit sous la garde d'un seul adulte. Les extraits suivants, tirés de notes prises sur le terrain, illustrent les variations dans les départs des oisillons.

1) *le 17 août 1976, secteur G4, 22 h 45* - L'oisillon se tenait debout face à la mer pendant quatre minutes alors que le parent était assis, immobile à ses côtés, face à la falaise. L'oisillon se préparait à sauter, s'inclinant vers la mer; le parent était alors en état d'alerte, lissait les plumes de la tête de l'oisillon qui finalement sautait. (AJG)

2) *le 17 août 1977, secteur S1, 22 h 50* - Le parent et l'oisillon émettaient tous les deux de grands cris aigus. L'adulte se tenait derrière l'oisillon pour l'empêcher de s'éloigner du bord. Ils ont échangé plusieurs cris graves. L'oisillon s'est mis à marcher le long de la corniche, suivi de l'adulte dont les mouvements le forçaient à longer la corniche sur 3 ou 4 m, jusqu'au bord à pic, à l'extrême gauche du secteur. À cet endroit, l'oisillon a, avec une légère hésitation, sauté en piquant vers la mer et l'adulte l'a immédiatement suivi, laissant une distance de 2 ou 3 m entre les deux. Le temps total entre l'identification initiale (par les cris) et le moment réel de l'envol était d'environ 5 minutes. (DNN)

3) *le 20 août 1977, secteur S1, 23 h 20* - Les deux parents sont présents. L'oisillon se rend à maintes reprises au bord de la

corniche. Lentement, le parent guide l'oisillon vers le bord à l'extrême gauche du secteur en sautant au-dessus d'une grande fente. L'autre parent ne manifeste pas un très grand intérêt. L'oisillon saute, suivi de deux explorateurs. (S. Tingley)

4) *le 22 août 1977, secteur S1, 18 h 23* - L'adulte mène l'oisillon vers la gauche du secteur. Les deux trébuchent sur la fente; l'oisillon réussit à se raccrocher, mais l'adulte tombe en bas de la falaise. L'oisillon crie éperdument, harcelé par plusieurs autres adultes qui l'avaient suivi. L'oisillon saute à 18 h 34 suivi de deux explorateurs. (S. Tingley)

5) *le 26 août 1977, secteur S1, 21 h 39* - Pendant 30 minutes, l'oisillon va et vient sur le bord de la corniche. L'adulte commence à émettre un cri << arr >> en se penchant devant l'oisillon, le bec dirigé obliquement vers le bas. Cinq minutes après le début des cris de l'adulte, l'oisillon saute. L'adulte revient vers le bord une minute plus tard, part après 20 secondes, revient après deux minutes, regarde en bas du bord de la falaise et émet son cri << arr >> (il était clair que le parent et l'oisillon s'étaient séparés pendant la descente du petit). (AJG)

L'oisillon pouvait marcher jusqu'à 10 m pour trouver un endroit convenable pour s'envoler. Quelquefois, le parent semblait diriger l'oisillon, tandis que dans d'autres cas, il restait tout près derrière en émettant régulièrement des cris << arr >> . Quelques itinéraires des oisillons dans le secteur S2 sont présentés à la figure 51. Certains adultes donnaient fréquemment des coups de bec à l'oisillon et aux adultes accompagnateurs. Dans un cas où l'oisillon avait été laissé seul, un adulte, provenant probablement d'un site sans oisillon, s'est approché de l'oisillon et lui a donné des coups de bec si forts qu'il est tombé en bas de la corniche.

Certains oisillons, particulièrement du secteur S1, se sont heurtés à des corniches inférieures immédiatement après l'envol. Dans ces cas, le parent continuait habituellement son vol vers la mer, perdant le contact avec l'oisillon. Normalement, ce dernier se relevait et sautait de nouveau de la corniche inférieure, mais la plupart du temps, un adulte, sans doute le parent, revenait sur le site après quelques minutes. Les oisillons sans adultes ont fréquemment été observés sur l'eau, au pied des falaises, émettant sans arrêt leur cri << piu-piu >> . Quelquefois, il semblait se former des réunions où un adulte s'empressait vers un oisillon en émettant très fort ses << arr >> et les deux partaient à la nage en silence. Malgré le très grand nombre d'oiseaux présents, les parents et les oisillons semblaient capables de se reconnaître grâce à leurs cris, comme l'ont constaté Tschanz (1959) et Schommer et Tschanz (1975) chez la Marmette commune.

En raison du moment de l'envol, il semble raisonnable de supposer que, dans la plupart des cas, l'adulte accompagnant l'oisillon était le mâle. Scott (1973) et Birkhead (1976a) ont observé que le mâle reste auprès de l'oisillon au cours de l'envol chez la Marmette commune, et Bradstreet (1976) a constaté que les Marmettes de Brünnich accompagnant les oisillons vers la mer étaient également des mâles (sur 47 couples d'oisillon-parent recueillis, 46 adultes étaient des mâles). La plupart du temps, un seul parent était présent lors de l'envol de l'oisillon, mais à une occasion, un oiseau qui venait tout juste d'arriver avec un poisson et qui tentait vainement de nourrir l'oisillon ne l'a pas accompagné au cours de son envol, bien que le parent couveur et plusieurs autres oiseaux soient partis simultanément.

Les oisillons qui se posaient sur la plage ou sur les crêpes de glace flottant au large étaient parfois la proie des Goélands bourgmestres. En général, le parent atterrissait tout près sur la mer et tentait immédiatement de sauver l'oisillon.

D'après quelques observations, les tentatives d'attaque par les prédateurs ont été facilement déjouées par le parent dès qu'il avait rejoint l'oisillon menacé. Aucun adulte n'accompagnait les oisillons qui ont été capturés sur l'eau par les goélands. Les oisillons ayant perdu contact avec leur parent étaient plus sujets à être victimes des prédateurs, et ils auraient probablement péri de toute façon. La mortalité au cours de l'envol est néanmoins élevée et, dans certains secteurs, elle peut atteindre jusqu'à 30 % des oisillons (voir le Chapitre III, section 3). Selon les observations de Greenwood (1964), 11 % des oisillons des Marmettes communes qui ont pris leur envol à Handa, en Écosse, ont perdu tout contact avec leurs parents au cours de l'envol, et d'après lui, ces oisillons avaient très peu de chance de survivre.

La synchronisation entre le parent et l'oisillon est évidemment cruciale pour le succès de l'envol et il semble que tous deux doivent présenter les conditions requises pour le réaliser. La maturité physique de l'oisillon semble influer sur sa décision et il est intéressant de faire des conjectures sur le rôle du parent dans la surveillance du milieu externe et l'évaluation des conditions telles que la vitesse du vent. En combinant ces deux facteurs, le parent et l'oisillon en arrivent sans doute à une meilleure décision que si celle-ci était unilatérale. Il y a certainement risque de conflit entre le parent et l'oisillon (Trivers, 1974), particulièrement dans le cas d'une éclosion tardive des oisillons dans la saison, ce qui fait retarder le départ des parents et, par conséquent, menace peut-être leur survie future.

4.9. Rôle des sexes dans le cycle de reproduction

Avant la ponte, la fréquentation des oiseaux reproducteurs sur les falaises a rarement atteint plus de 50 %. La corrélation entre la fréquentation et le nombre d'accouplements par 100 oiseaux révèle que lorsque la fréquentation était faible, la plupart des oiseaux présents étaient peut-être du même sexe. Le fait que les tentatives d'accouplement étaient plus courantes par rapport aux accouplements au cours des périodes de faible fréquentation indique que les mâles étaient plus nombreux alors et que les tentatives d'accouplement concernaient essentiellement des oiseaux dont le partenaire était absent de la colonie. La prédominance des arrivées des mâles avant l'accouplement peut être due au fait que pendant les périodes où les femelles fréquentent la colonie, les mâles ont tendance à demeurer sur l'eau la majorité du temps, visitant périodiquement les falaises pour s'accoupler.

De la copulation jusqu'à la ponte, les femelles passent probablement plus de temps en quête de nourriture que les mâles. La période de 13 jours s'écoulant entre la perte d'un oeuf et la ponte suivante (voir le Chapitre III, section 2.1) révèle qu'un temps considérable est requis pour accumuler des réserves d'énergie suffisantes pour la ponte. Par conséquent, les sites sont principalement occupés par des mâles au cours de cette période car les femelles passent probablement plus de temps à se nourrir.

Il est surprenant de constater que parmi les Marmettes de Brünnich recueillies en juin sur les lisières de la banquise côtière dans le détroit de Barrow par Bradstreet (1977), il y avait un excédent significatif de mâles. Il semble qu'une grande proportion de la population de l'Île Prince-Léopold se nourrit le long de ces lisières de glace avant la ponte. Cependant, Bradstreet a pris la majorité de ses oiseaux entre les 20 et 25 juin, au cours des six premières journées de la ponte, et un grand nombre de femelles ont dû se rendre à la colonie durant cette période. La dominance des mâles était maximale les

22 et 23 juin (83 %, $N = 35$, $P<0,001$, test binomial), les deux premiers jours de ponte intensive de la saison de 1976. Cette observation indique peut-être que les mâles s'éloignent des environs de la colonie pour se nourrir au cours de la ponte, accumulant des réserves pour leur première et longue période d'incubation.

Le rôle des sexes dans l'établissement et la défense des sites n'a pas été étudié. Mais si les mâles passent plus de temps dans la colonie avant la ponte, ils sont peut-être plus actifs dans le choix du site. Pendant l'incubation et l'élevage, la fréquence des combats ne varie pas de façon significative selon que les mâles ou les femelles dominent, ce qui indique que les deux sexes se partagent également la défense du site pendant cette partie de la saison. Les femelles demeurent apparemment dans le site jusqu'à 20 jours après l'envol de l'oisillon, et pendant cette période, la fréquence des combats est très élevée, particulièrement dans les sites sans oisillons et probablement fréquentés par les femelles.

Il semble que des relèves d'environ 12 heures par chacun des deux sexes soient établies dès juillet et se prolongent jusqu'à l'envol des oisillons. Ce cycle est nécessaire pendant l'élevage pour s'assurer que le mâle soit présent au moment du premier envol de l'oisillon, mais les facteurs liés à l'établissement de ce cycle durant l'incubation ne sont pas évidents. L'alternance des sexes explique les observations de plusieurs chercheurs, selon lesquelles les prélèvements effectués dans les colonies de Marmettes de Brünnich au cours de la reproduction présentent fréquemment un rapport de sexe fortement biaisé (Krasovski, 1937 ; Uspenski, 1941 ; Kaftanovskii, 1951). Un échantillon de Uspenski (1956) présentant un rapport égal des sexes a probablement été recueilli au cours d'une période d'un jour.

4.10. Prédation et comportement défensif

Les Goélands bourgmestres sont pratiquement les seuls prédateurs des Marmettes de Brünnich sur l'Île Prince-Léopold, prenant les oeufs et les oisillons et tuant quelquefois des marmettes adultes blessées au cours de chutes sur des rochers. Les goélands employaient deux tactiques distinctes lorsqu'ils capturaient les oeufs ou les oisillons des marmettes :

1) en marchant, ils s'approchaient des marmettes occupées à l'incubation ou à l'élevage, les molestant jusqu'à ce que l'oeuf ou l'oisillon soit exposé assez longtemps pour leur permettre de le prendre ; et
2) ils s'abattaient à l'improviste, attrapaient les adultes par la queue ou l'extrémité des ailes, les traînant jusqu'à ce qu'ils tombent en bas de la corniche et puis allaient prendre l'oeuf ou l'oisillon avant que la marmette n'ait le temps de revenir dans le site.

Les sites vulnérables au premier type de prédation se situaient sur les vastes corniches peu peuplées où les goélands pouvaient se poser et s'approcher de leur proie sans être dérangés. Les sites vulnérables au deuxième type de prédation se trouvaient sur les corniches étroites ou sur le bord des vastes corniches faisant face à la mer, ainsi que dans les endroits où les goélands pouvaient facilement manoeuvrer près du bord des falaises.

Lorsqu'un goéland arrivait à pied ou en vol, les marmettes émettaient un cri aigu << uggah >> (Pennycuick, 1956) ou << owka >> (Tuck, 1961) et le répétaient en agitant simultanément la tête de haut en bas. Les occupants étaient immédiatement sur le qui-vive lorsqu'ils entendaient ce cri dans leur voisinage, allongeaient le cou vers le haut et tournaient la tête de gauche à droite pour localiser le cri d'alarme. Dès l'arrivée du goéland dans le secteur, les marmettes se taisaient et les explorateurs quittaient souvent la

falaise. Les adultes occupés à l'incubation ou à la couvaison pointaient leur bec vers le goéland qui s'approchait, et lorsqu'il y avait plusieurs sites situés l'un près de l'autre, le front de défense ainsi formé était très efficace. Dans quelques cas, les adultes sans oisillons se sont lancés sur le goéland, se jetant en même temps en bas de la falaise, et à plusieurs occasions, cette manoeuvre a éloigné le goéland. Trois oiseaux ayant agi de la sorte étaient des occupants qui avaient perdu leur propre oisillon. Dans deux cas, des couveurs ont attaqué le goéland avec leur bec et se sont ainsi éloignés de leur site, les deux oisillons ayant trouvé refuge auprès d'un adulte voisin. Au départ du goéland, le parent laissait entendre un cri << arr >> et les oisillons revenaient immédiatement dans le site. Sur plus de dix tentatives de ce type de prédation observées pendant l'étude, une seule a été réussie.

La tactique consistant à traîner les adultes en bas de la corniche semblait être plus efficace que la confrontation directe ; sur les quatre tentatives que nous avons observées, toutes ont été réussies, mais cette technique de prédation semblait être réservée à quelques goélands << expérimentés >> . En 1975, un tel goéland a pris 300 oeufs du 10 au 25 juillet, d'après les coquilles d'oeuf récueillies régulièrement autour de son nid. Les conditions atmosphériques devaient en partie influer sur cette technique. En 1977, cette tactique a été constatée deux fois dans le secteur U, le 18 juillet, alors que de grands vents soufflant de l'est causaient de violents courants d'air vers le haut. Le goéland en question a profité de ces courants d'air pour voler près des corniches qui auraient probablement été inaccessibles en temps normal. Sept oeufs sont disparus de ce secteur au cours de deux jours de grands vents, mais seul un autre oeuf a été pris au cours de cette saison.

Quelques exemples d'interactions entre les goélands et les marmettes du secteur S1, tirés de notes prises sur le terrain, illustrent l'efficacité de la défense commune chez les marmettes :

1) *le 7 juillet 1975, 22 h 40* - Un goéland arrive du côté gauche du secteur et se dirige vers l'oeuf (site 129). Le silence se fait dans tout le secteur et tous les oiseaux pointent leur bec vers le goéland et le suivent, en étirant leur cou. Un oiseau se jette sur le goéland qui s'envole, suivi de la marmette qui revient sans tarder. C'est un occupant qui vient tout juste de perdre un oeuf. (AJG)

2) *le 2 juillet 1975, 22 h* - Un goéland arrive dans le secteur par le côté gauche. Toutes les marmettes dans un rayon de 3 m étirent leur cou dans sa direction, un bon nombre d'entre elles émettant des cris d'alarme (<< owka >>). Une marmette du site 152 s'engage dans un court combat avec le goéland, les deux oiseaux se donnant de vigoureux coups de bec. Le goéland recule et la marmette déplace son oeuf de 10 cm en le roulant en haut de la pente dans un endroit mieux protégé. Ensuite, le goéland attaque la marmette dans le site 138, la saisissant par l'aile et la forçant à exposer son oeuf. Les deux oiseaux se donnent de violents coups de bec. La marmette se sauve et revient vers son oeuf. Ce rituel se répète plusieurs fois et à 22 h 18, l'oeuf est délogé, roule vers le bord de la corniche et tombe. L'attaque se poursuit et à 22 h 20, la marmette tombe en bas de la corniche. Le goéland assaille ensuite l'oiseau dans le site 197, le tirant par la queue loin de son oeuf. L'oiseau du site 138 revient et attaque de nouveau le goéland, mais retombe, meurtri, en bas de la corniche. Le combat dans le site 197 reprend, le goéland tirant plusieurs fois la marmette par la queue pour découvrir l'oeuf mais, à 22 h 32, l'assaillant quitte les lieux, sans avoir rien capturé. (R. Forbes)

3) *le 13 juillet 1975, 1 h 40* - Le goéland mâle du nid 16 arrive dans le secteur par le côté gauche, se bat avec l'oiseau du site 148, échange des coups de bec avec ce dernier, mais l'oiseau du site 147 l'attaque à coups de bec sur le croupion. Des coups de bec sont échangés avec l'oiseau du site 219 et le goéland s'envole. (AJG)

Les effets de la prédation par les Goélands bourgmestres peuvent être évalués d'après le nombre d'oeufs de marmettes recueillis dans les sites de nidification des goélands. Du 10 au 25 juillet 1975, nous avons compté respectivement 39, 44 et 300 coquilles d'oeufs dans trois nids différents (tableau 19) et 105 coquilles ont été recueillies en une seule fois dans un autre nid, le 31 juillet. Il semble que le nid situé dans << R >> était quelque peu exceptionnel, mais une évaluation de 50 oeufs par nid recueillis du 10 au 25 juillet semble prudente. Les oisillons des goélands n'ont commencé à éclore que la première semaine de juillet et, avant cette date, le nombre d'oeufs mangés par les adultes n'est pas quantifiable puisque plusieurs ont été dévorés ailleurs qu'au nid même. Après le 25 juillet, dès le début de l'éclosion des oeufs de marmettes, la quantité d'oeufs relevée dans les sites

Tableau 19
Nombre de coquilles d'oeufs de Marmettes de Brünnich recueillies dans les sites de nidification de trois couples de Goéland bourgmestres situés au haut de la falaise, en 1975

Date	Nombre d'oeufs de marmette recueillis			
	Numéro et emplacement du nid de goéland			
	12 (S)	13 (S)	15 (R)	Total
10 juillet	5	2	18	25
11 juillet	3	1	17	21
12 juillet	1	3	29	33
13 juillet	1	1	25	27
14 juillet	6	1	26	33
15 juillet	3	6	25	34
16 juillet	0	0	19	19
17 juillet	4	5	19	28
18 juillet	2	2	24	28
19 juillet	4	0	26	30
20 juillet	2	3	6	11
21 juillet	4	3	23	30
22 juillet	2	7	25	34
23 juillet	0	7	12	19
24-26 juillet	2	3	6	11
27 juillet	3	1	4	8
28 juillet	0	0	2	2
29-31 juillet	0	0	0	0
1-7 août	0	0	1	1
Total (du 10 au 26 juillet)	39	44	300	383
Total (du 10 juillet au 7 août)	42	45	307	394

de nidification des goélands a diminué brusquement, indiquant peut-être un changement subit de régime, ceux-ci se nourrissant d'oisillons dont les restes ont été retrouvés en grande quantité, au même moment, dans les boulettes d'aliments regorgées par les goélands.

Les 22 couples de goélands nichant sur le sommet des falaises auraient pris chacun, d'après nos évaluations, une moyenne d'au moins 50 oeufs, du 10 au 26 juillet 1975. Les oeufs ne semblent pas avoir constitué une partie importante du régime des 28 couples de goélands nichant à la base des falaises, et nous évaluons à 25 par nid les oeufs pris par ces derniers. Le nombre d'oeufs de marmettes dévorés par les Goélands bourgmestres s'élèverait donc à 1800 pour cette période. En estimant les pertes entre le 1er et le 10 juillet et le 26 et le 31 juillet à 50 % de cette valeur, un total d'environ 2700 oeufs ont été enlevés par les goélands au cours de la saison, la plupart ayant été pris après la fin des dernières pontes (voir le Chapitre III, section 2). Etant donné que la population totale des falaises s'élève à 71 000 couples (voir la section 5 du présent chapitre), ces données représentent environ 4 % des oeufs pondus et de 15 à 25 % de tous les oeufs non éclos.

La quantité estimative d'oeufs capturés du 10 au 15 juillet (1800) représente un taux de 0,16 % par jour. Trois périodes d'observation de 24 heures effectuées dans les secteurs S1 et S2 au cours de cette période en 1975 nous ont permis de vérifier approximativement la validité de cette évaluation. Sur les 250 oeufs observés, trois ont été dévorés par des goélands, soit un taux journalier de 0,4 %. Les secteurs en question peuvent avoir subi un taux inhabituel de prédation, étant donné leur emplacement près du sommet de la falaise et du nid du goéland << expérimenté >> dans R, mais l'ordre de grandeur semble être exact.

Malgré l'impossibilité de quantifier la fréquence des enlèvements d'oisillons, les besoins nutritionnels des oisillons des goélands doivent augmenter au cours de la saison. Si les oisillons de marmettes sont enlevés au même rythme que les oeufs, ces prises représentent environ 3 % des oisillons et constituent de 25 à 40 % de la mortalité chez les oisillons avant l'envol. Cela signifie que les Goélands bourgmestres représentent presque certainement la plus importante source d'échec de la reproduction chez les marmettes de l'île Prince-Léopold et que la prédation par les goélands est suffisamment élevée pour expliquer certaines différences dans le succès de la reproduction observé entre les différents types de sites de reproduction (voir le Chapitre III, section 4.2).

5. Recensement et population

5.1. Méthodes

Les effets des modèles de fréquentation observés en ce qui concerne les méthodes de surveillance des variations de la population au cours des années ont déjà été examinés (voir la section 3.4 du présent chapitre). Pour de nombreuses raisons, il est utile non seulement de surveiller les variations, mais également d'obtenir un recensement complet de la population reproductrice. Ceci permet d'évaluer le recrutement et de le comparer aux observations sur la mortalité afin d'évaluer l'impact des nouvelles causes de mortalité sur la population. Le recensement complet permet également d'estimer l'importance de l'espèce dans le cycle alimentaire de la région.

Des méthodes efficaces pour recenser avec précision les vastes colonies d'oiseaux de mer, comme celles de l'île Prince-Léopold, sont encore au niveau de l'ébauche. Les principaux problèmes qui surgissent dans ce type de colonie sont les suivants :

1) La fréquentation est trop élevée pour qu'un ou deux observateurs puissent compter tous les oiseaux en un seul jour.
2) Certaines parties de la colonie ne sont visibles que de la mer et, d'un petit bateau, il est presque impossible d'inventorier les oiseaux situés très haut sur les falaises car il est difficile de se souvenir des zones où les oiseaux ont déjà été comptés.
3) Les zones visibles du sommet de la falaise ne peuvent pas être toutes observées d'un même point et il peut être difficile de déterminer les limites des zones déjà recensées. Ce problème est particulièrement épineux dans le cas où les régions recensées du sommet de la falaise sont adjacentes à celles où les oiseaux doivent être comptés d'un bateau.

Les comptages du nombre total d'oiseaux fréquentant les falaises peuvent être convertis en estimations des nombres de couples reproducteurs à l'aide de la valeur k (Gibson, 1950 ; Brun, 1969 ; Nettleship, 1976 ; Birkhead et Nettleship, 1980), où

$$k(t_1) = \frac{\text{Nb. de premiers oeufs pondus dans les secteurs d'étude}}{\text{Nb. total d'oiseaux fréquentant les secteurs d'étude au moment } t_1}$$

En raison de la durée du recensement qui, dans de nombreux cas, dépassait plusieurs heures, il n'a pas été possible d'inventorier complètement et en même temps les secteurs d'étude et les régions de recensement. Par contre, l'inventaire des secteurs d'étude a été effectué toutes les trois heures au cours du recensement et la valeur k utilisée était la moyenne des valeurs relevées au début et à la fin de chaque période de trois heures.

Les régions invisibles du sommet de la falaise ont été photographiées d'un bateau, à environ 300 m au large. Les comptages ont été effectués par la suite sur des agrandissements de photos lustrées noir et blanc de 28 x 40 cm. Des observateurs comptaient les oiseaux présents dans les secteurs d'étude, à partir des falaises, en même temps que les photos étaient prises.

Les comptages directs ont été réalisés à l'aide d'une lunette de repérage et d'un compteur manuel. Les vastes zones de la falaise étaient subdivisées en plus petites unités (sur des photos Polaroid prises au moment du recensement), puis comptées séparément. Tous les observateurs chargés du recensement avaient une expérience considérable dans le comptage des marmettes et les comptages-échantillons étaient vérifiés par un autre observateur.

L'exactitude des méthodes utilisées pour évaluer le nombre de couples reproducteurs dépend des facteurs suivants :

1) l'exactitude des comptages (directs ou sur photographie),
2) l'exactitude de la méthode utilisée pour déterminer la reproduction,
3) la proportion de toute la colonie représentée dans les secteurs d'étude, et
4) la représentativité, pour toute la colonie, du rapport k relevé dans les secteurs d'étude.

La comparaison des dénombrements répétés, effectués par des observateurs expérimentés dans des zones contenant près de 1000 oiseaux, révèle qu'il peut y avoir une divergence pouvant atteindre 5 %. Cependant, il y a un mouvement incessant d'arrivées et de départs, et toutes les différences observées ne constituent pas des erreurs de comptage. Une comparaison des comptages directs et sur photographie, en 1975, indiquait que lorsque les photographies étaient de bonne qualité, les comptages étaient très similaires, même si les comptages

sur photographie avaient tendance à être un peu plus élevés (tableau 20). Cette constatation est contraire aux résultats de comparaisons similaires faites par Harris et Lloyd (1977) selon lesquels les comptages sur photographie sous-estimaient toujours le nombre d'oiseaux présents. Cette différence est peut-être due au fait que tous les comptages présentés dans ce rapport ont été effectués par S. Tingley, spécialiste dans les analyses sur photo, qui était chargé à plein temps des comptages de marmettes sur photographie. Lorsque la qualité des photographies est médiocre, la fiabilité des comptages sur photographie diminue brusquement.

Les oiseaux des secteurs d'étude représentaient moins de 1 % de la population totale de la colonie de la Falaise Est. Même si les secteurs étaient dispersés sur la pleine longueur des falaises, ils ne pouvaient être considérés comme un échantillon aléatoire puisqu'ils avaient été choisis pour faciliter l'observation ; ils se trouvaient donc tous sur le tiers supérieur des falaises, principalement sur le sommet. Ce problème était inévitable et les distorsions possibles qu'il comporte n'ont pas pu être mesurées.

Tableau 20
Comparaisons des comptages directs et sur photographie effectués le 9 août 1975, sur l'Île Prince-Léopold

Emplacement de la zone	Comptage direct	Comptage sur photographie
Ld	1955	1972
Le	1773	1831
Lf	1165	1232
Total	4893	5035

La qualité des photographies servant au comptage variait considérablement entre les différentes zones et les années. L'évaluation finale de la population reproductrice est basée sur les photographies de 1976 ainsi que sur quelques autres prises en 1977. Par contre, les comptages directs utilisés sont ceux de 1977 puisque toutes les régions visibles du sommet de la falaise n'ont pas été inventoriées en 1976.

5.2. Résultats

La partie des falaises bordée au sud par le point E et au nord par le point I (figure 8) était presque entièrement visible du sommet des falaises et toute cette zone a été recensée au cours des trois années (tableau 21). La différence entre les évaluations maximales (1976) et minimales (1977) de la population reproductrice constituait environ 7 % de l'évaluation moyenne, ce qui peut donner une idée des limites d'exactitude de la méthode.

Le nombre total de couples reproducteurs dans la colonie de la Falaise Est a été évalué à 71 000, celui de la Pointe Nord à 15 000, soit une évaluation totale pour toute l'Île de 86 000 couples (tableau 22).

Tingley, qui a effectué les comptages sur photographie de 1976 et 1977, a évalué la qualité des photographies utilisées d'après une échelle de cinq points. Les photos classées parmi les << bonnes >> avaient une qualité équivalente à celles qui ont servi à comparer les comptages directs et sur photographie présentés au tableau 22 et toutes les photos étaient meilleures que les plus mauvaises utilisées pour le recensement de 1975. Cependant, les

Tableau 21
Comparaison des résultats des comptages directs effectués dans la zone des falaises comprise entre E et I (figure 8), en 1975-1977

Année	Nb. d'oiseaux	Nb. estimatif de couples reproducteurs
1975	32 958	24 090
1976	33 359	25 620
1977*	32 469	23 854
Moyenne		24 521

*Englobe 750 oiseaux comptés sur une photographie prise en 1976.

Tableau 22
Comparaison d'une analyse préliminaire de la population faite en 1975 à l'aide d'informations incomplètes (comptages directs et série de photographies de qualité médiocre) et d'un recensement détaillé effectué en 1976 et 1977 (voir la figure 8 pour l'emplacement des points)

Zone de la falaise	Nb. de couples reproducteurs 1975	Nb. de couples reproducteurs 1976-1977	Technique de recensement
Colonie de la Falaise Est			
de la pointe sud à E	6 840*	15 225	Photographie
de E à I	24 090	23 854	Comptage direct
de I à P	10 290†	8 177	1975 : direct/ photographie 1976-1977 : photographie
de P à S	12 379	13 887	Direct et photographie
de S à Z	10 266	10 046	Direct et photographie
Total	63 865	71 189	
Total à l'exclusion de la région entre la pointe sud et E	57 025	55 964	
Colonie de la Pointe Nord Total	6 536*	15 114	Photographie
Grand total (toute l'île)	70 401	86 303	

* Évaluation basée sur l'analyse d'une mauvaise série de photos en raison du brouillard.

† Une deuxième analyse des données révèle que ce chiffre tient presque certainement compte d'une erreur de relevé de l'observateur, soit une évaluation de près de 1000 couples en trop ; la valeur réelle devrait être beaucoup plus proche de celle de 1976-1977.

comptages faits sur les photographies jugées médiocres sous-estiment probablement le nombre d'oiseaux présents et touchent 34 % des individus recensés par cette méthode. En évaluant à 50 % le taux maximum d'erreur imputable à la mauvaise qualité des photographies utilisées, notre évaluation finale de la population peut avoir été sous-estimée de 8000 couples. En considérant une marge d'erreur de 5 % pour l'ensemble des évaluations, les limites de la population varient entre 82 000 et 99 000 couples, le nombre réel se situant probablement dans la deuxième moitié de cet écart.

En excluant les évaluations fortement divergentes de 1975 et de 1976-1977 de la colonie de la Flèche Nord et de la zone comprise entre la pointe sud et E sur les falaises est, la différence entre les deux limites estimatives est d'environ 1300 couples, soit seulement 2 % de la moyenne. Les détails des comptages des oiseaux et les facteurs de correction sont présentés aux annexes 7 et 8.

Pour résumer, les résultats des analyses de la population entre 1975 et 1977 révèlent que la grandeur de la population reproductrice (1977) est d'environ 86 000 couples (colonie de la Falaise Est = 71 000 ; colonie de la Flèche Nord = 15 000), soit dans un intervalle se situant entre 82 000 et 99 000 couples.

6. Résumé

1) En 1976, la seule année où les arrivées ont été observées dans la colonie, les Marmettes de Brünnich ont commencé à arriver sur l'Île Prince-Léopold à la mi-mai, mais les grandes volées n'ont pas fait leur apparition avant le début de juin. Cette même année, le déglacement du détroit de Lancaster est survenu relativement tôt.

2) Avant la ponte, la fréquentation de la colonie était caractérisée par des variations extrêmes du nombre d'oiseaux, apparemment à cause des conditions atmosphériques.

3) Les variations se sont considérablement atténuées dès le début de la ponte et n'ont guère été influencées par le temps, sauf dans des conditions extrêmes.

4) Au cours des trois années, le nombre d'oiseaux fréquentant la colonie a atteint un sommet dans la première moitié d'août, juste avant l'envol, et a par la suite diminué brusquement.

5) Au cours de l'incubation, la fréquentation dans la colonie était maximale vers le milieu de la journée, mais pendant l'élevage, un sommet apparaissait à 18 h, devenant encore plus marqué vers la fin de la saison.

6) Les variations ayant eu lieu en juillet et dans la première moitié d'août étaient dues en grande partie au nombre d'explorateurs présents, et ce nombre a augmenté au cours de la saison, le principal afflux se produisant à la mi-juillet, pendant les trois ans. Les effectifs étaient en corrélation étroite avec la fréquence des arrivées des explorateurs se posant sur les falaises.

7) Le facteur décisif déterminant le nombre d'oiseaux fréquentant la colonie semble être l'accessibilité de la nourriture et, par conséquent, la période de temps au cours de laquelle les oiseaux peuvent laisser les aires d'alimentation pour visiter la colonie. Ceci explique pourquoi la population d'oiseaux dénombrée en 1977 était uniformément plus élevée qu'en 1976, après la fin de juin, même si un nombre presque identique d'oeufs avait été pondu les deux années.

8) La fréquentation des explorateurs varie dans les différentes parties de la colonie, entraînant des rapports *k* différents (nombre de couples

reproducteurs/nombre d'oiseaux comptés), ce qui influe sur l'interprétation des résultats de recensement et sur l'élaboration des méthodes de surveillance.

9) La fréquence des combats entre les oiseaux fréquentant les falaises s'est accrue pendant l'incubation et l'élevage des oisillons, et a été plus élevée au moment où la fréquence des arrivées des explorateurs était plus forte. Les reproducteurs n'ayant pas d'oeuf ou d'oisillon étaient plus souvent engagés dans des combats que les autres reproducteurs, et les oiseaux élevant des oisillons se battaient plus souvent que ceux qui couvaient leurs oeufs.

10) La durée des relèves d'incubation a diminué au cours de la saison, passant d'environ 24 heures au moment de la ponte à des périodes de près de 12 heures lors de l'éclosion. Le comportement des couples reproducteurs au cours de l'élevage semble être soumis à l'alternance des sexes aux 12 heures. Par conséquent, la majorité des oiseaux couvant les oisillons entre 18 h et 2 h sont des mâles, apparemment en vue de s'assurer que le mâle sera présent pour accompagner l'oisillon au cours de son premier envol.

11) L'envol a lieu pendant les heures de moindre intensité lumineuse, l'oisillon étant accompagné de son parent mâle. La synchronisation du comportement entre le parent et l'oisillon est très importante pour le succès de l'envol, et les oisillons qui perdent le contact avec leurs parents à ce moment-là ne survivent probablement pas très longtemps.

12) La prédation par les goélands a été évaluée entre 15 et 25 % de tous les oeufs perdus en 1975. Les goélands utilisent deux techniques d'attaque différentes ; l'une est beaucoup plus efficace que l'autre mais elle n'est utilisée que par un petit nombre de goélands expérimentés. Certains types de sites de reproduction semblaient particulièrement vulnérables à la prédation par les goélands.

13) Selon le recensement fait en partie par comptage direct et en partie par l'analyse de photographies, le nombre total de couples reproducteurs a été évalué à 86 000 couples de Marmettes de Brünnich à l'île Prince-Léopold.

Chapitre III Période de reproduction et degré de réussite

1. Introduction et méthodes

Le taux de reproduction d'une population constitue l'un des paramètres démographiques les plus importants. Les variations du rendement reproductif peuvent modifier la taille globale de la population. Même lorsque ces variations sont contrebalancées par une sélection dépendante de la densité à des stades ultérieurs du cycle évolutif, elles continuent d'occasionner d'autres changements de la structure par âge, ce qui entraîne parfois de nouvelles fluctuations de la réussite de la reproduction. Pour bien comprendre la dynamique d'une population, il est donc essentiel de mesurer la réussite de sa reproduction.

Beaucoup de recherches ont déjà été effectuées sur l'écologie de la reproduction des oiseaux de mer, notamment ceux nichant en colonies denses, car il est assez aisé d'obtenir un grand nombre de données sur ces espèces en un laps de temps relativement court. Il nous a donc été facile de choisir des caractéristiques de la reproduction aisément mesurables et qui nous fourniraient un maximum de données sur les causes des variations. Nous voulions non seulement obtenir les estimations les plus précises possibles de la réussite de la reproduction des populations de l'Île Prince-Léopold, mais aussi évaluer l'exactitude de nos méthodes, les éventuelles sources d'erreurs et les meilleurs moyens de rendre valable la comparaison de différentes colonies, de plusieurs types de lieux de reproduction et des données de divers observateurs.

Il existe un lien entre la période de la reproduction des oiseaux de mer nichant en colonies et la réussite de celle-ci (Coulson et White, 1958 ; Nettleship, 1972 ; Davis, 1975 ; Parsons, 1975 ; Lloyd, 1979). Outre leur relation avec le rendement reproductif, les informations sur la période de reproduction sont essentielles à toute stratégie de conservation, étant donné que le comportement nutritionnel et l'aire d'alimentation des reproducteurs sont en partie déterminés par les étapes du cycle reproducteur. À cet égard, nous avions besoin de connaître les variations intra- et interannuelles prévisibles ; afin de comparer les observations à l'île Prince-Léopold avec celles effectuées dans d'autres colonies, il fallait relier les événements, comme les variations de la fréquentation, à la période de la ponte ou de l'éclosion. Les données sur les facteurs qui influencent la période de la ponte peuvent expliquer les principales contraintes affectant la reproduction et, dès lors, aider à prévoir les effets de changements environnementaux sur le rendement reproductif de la population.

1.1. Méthodes et variables mesurées

Nous avons mesuré les paramètres suivants :

1) période et synchronie de la ponte,
2) durée de la pondaison,
3) durée de l'incubation,
4) durée de l'élevage des oisillons,
5) période de la ponte des couvées de remplacement,
6) réussite de l'éclosion des oeufs de première couvée et des couvées de remplacement (oeufs éclos/oeufs pondus),
7) nombre d'envol d'oisillons de la première couvée et des couvées de remplacement (oisillons envolés/oisillons éclos), et
8) réussite générale de la reproduction (oisillons envolés, y compris couvées de remplacement/première couvée).

Nous avons essayé de mesurer la variabilité entre les différentes parties de la colonie en comparant les divers secteurs d'étude, et la variabilité entre les sites en comparant les différents types de sites. La comparaison des trois années de l'étude nous a permis d'obtenir certaines mesures de la variabilité interannuelle.

Pendant la semaine précédant la ponte, les oiseaux fréquentant la colonie restent au site dans une posture indifférenciable de celle qu'ils adoptent pendant l'incubation. Une brève inspection des corniches à cette époque ne permettant pas de déterminer quels oiseaux ont déjà pondu, la plupart des travaux antérieurs sur la période et la réussite de la reproduction des marmettes ont consisté à examiner de près les corniches de reproduction en dérangeant les oiseaux pour voir s'il s'y trouvait un oeuf ou un oisillon (p. ex., Tuck, 1961 ; Uspenski, 1956 ; Schwartz, 1966 ; Johnson et West, 1975).

Cette méthode engendre cependant des distorsions. De nombreux oeufs et oisillons sont délogés par le départ hâtif de leurs parents, et il est peu probable que l'on puisse détecter le taux de mortalité qui en découle et tenir compte de ce facteur. De plus, des roches détachées, dont la position est déterminante de la qualité d'un site pour la reproduction, sont déplacées par les grimpeurs et certains types de sites (comme les corniches étroites et inclinées) peuvent être plus affectés que d'autres. Comme les caractéristiques d'un site sont liées à la réussite de la reproduction et à la période de la ponte (voir la section 4 du présent chapitre), d'autres distorsions sont introduites.

Nous avons utilisé la technique retenue par Birkhead (1976a) pour étudier la réussite de la reproduction de la Marmette commune de l'île Skomer, pays de Galles (voir aussi Birkhead et Nettleship, 1980). Les points d'observation sont assez éloignés des sites pour que les oiseaux ne soient pas dérangés par l'observateur ; dans le cas des Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold, la distance minimale était d'environ 6 m. À l'aide de secteurs d'étude désignés, chaque site fréquenté régulièrement par un oiseau pendant la pré-ponte a été cartographié (1975) ou indiqué sur une photographie du secteur (1976, 1977) et numéroté. L'état de chacun des sites a été consigné à chaque visite du secteur, à l'aide des signes suivants :

o	=	aucun oeuf ou oisillon présent,
e	=	oeuf vu pour la première fois, c.-à-d. date de la ponte,
e?	=	oiseau en train de couver, mais aucun oeuf vu (signe utilisé avant la ponte),
✓	=	état apparemment inchangé (dans les sites où un oeuf ou un oisillon avait déjà été aperçu),
✓OK	=	état inchangé, oeuf ou oisillon aperçu, et
C	=	oisillon observé pour la première fois, c.-à-d. date de l'éclosion.

La ponte s'est produite dans les 24 heures (erreur moyenne de 12 heures) dans les sites où un << o >> inscrit un jour a été suivi d'un << e >> le lendemain. La ponte a eu lieu dans les 48 heures (erreur moyenne de 24 heures) si un << o >>, un << e? >> et un << e >> ont été consignés pendant trois jours successifs, et ce sont ces deux catégories qui ont servi à analyser les dates de ponte. Les dates moins précises ont été laissées de côté.

Nous n'avons relevé aucune différence de la durée d'incubation calculée pour les sites où la ponte avait eu lieu dans les 24 heures ou les 48 heures suivant une observation. Cela indiquerait que les femelles se tiennent très immobiles sur leur site pendant les 24 heures qui précèdent la ponte. En 1977, les dates de ponte de 42 % des oeufs de première couvée (N = 650) ont été

enregistrées dans les 48 heures, mais le pourcentage variait d'un secteur à l'autre, passant de 14 % en Q1, le secteur le plus éloigné des observateurs, à 68 % en U, le secteur le plus rapproché. Un brouillard épais ayant empêché les observations en Q1 pendant plusieurs jours, la détermination des dates de ponte dans ce secteur a souvent été imprécise.

L'observation de l'éclosion s'est révélée beaucoup plus facile que la détection de la ponte. L'oisillon n'est habituellement pas couvé sous la plaque incubatrice, et le plus souvent il se tient entre le flanc et l'aile de son parent. Les adultes qui couvent ainsi adoptent une posture caractéristique (l'une de leurs ailes traînant sur le sol) qui, avec la présence de coquilles d'oeuf, est généralement un indice utile de l'éclosion. Les coquilles pouvaient servir à déterminer avec certitude le nombre d'éclosions dans les zones isolées ou à faible densité, mais non pas dans les sites rapprochés, où il était souvent impossible de dire à quel site appartenait l'oeuf éclos. Les adultes qui couvaient des oisillons se remplaçaient plus fréquemment que ceux qui incubaient des oeufs, et les oisillons passaient souvent leur bec dans les plumes de la courbure de l'aile de leur parent, de sorte qu'il était possible d'en apercevoir l'extrémité.

En 1977, 94 % des éclosions ont été enregistrées à 48 heures près, le pourcentage variant de 85 % dans le secteur N à 100 % dans le secteur Q4. La plupart des oisillons ont été détectés à 24 heures près ; ce pourcentage aurait été supérieur sans les deux jours d'épais brouillard pendant la période d'éclosion. Les oisillons qui disparaissent dans les 24 heures suivant leur éclosion passent inaperçus, et cette erreur a tendance à augmenter la mortalité apparente des oeufs et à diminuer la mortalité apparente des oisillons. Ce phénomène ne modifie toutefois pas les calculs de la réussite générale de la reproduction.

Dans la plupart des cas, l'envol était facile à observer, car l'adulte qui fréquentait irrégulièrement le site après le départ de l'oisillon n'adoptait habituellement plus la posture de couvée, si bien que l'absence du jeune était tout de suite remarquée. La plupart des oisillons ont pris leur envol entre 20 h et 2 h, et l'absence de l'un d'eux le matin signifiait qu'il s'était probablement envolé la nuit précédente. Les oisillons qui ont disparu 15 jours ou plus après leur éclosion ont été considérés comme envolés, et ceux qui ont disparu plus tôt ont été considérés comme morts. Le taux de disparition entre le 3^e et le 14^e jour n'était que de 0,3 % par jour, si bien que l'erreur engendrée par l'éventualité d'une mauvaise classification est sans doute petite. Lors des observations de 1977, l'âge des oisillons qui se sont envolés normalement allait de 16 à 25 jours (N = 35).

La durée de l'incubation a été calculée en soustrayant la date de ponte (date où l'oeuf a été vu pour la première fois) de la date de l'éclosion (lorsque l'oisillon a été observé pour la première fois). La durée de l'élevage a été calculée en soustrayant la date d'éclosion de la date où l'oisillon a été porté manquant pour la première fois.

Le nombre d'observations a varié d'une saison à l'autre. En 1975 et 1976, deux observateurs ont été à l'oeuvre pendant la période de ponte, bien que l'un d'entre eux ait eu d'autres engagements en 1975, ce qui a réduit l'effort quotidien à 1,7 journée-personne. En 1977, trois observateurs se trouvaient sur le terrain, l'un d'entre eux travaillant à mi-temps. En 1975, environ 14 heures-personnes par jour ont été consacrées à l'observation des sites de 11 secteurs d'étude (G1, G4, M, N, Q1, Q4, S1, S2, S3, S4, U) mais de façon irrégulière, les observations étant concentrées dans les secteurs G1, G4, S1 et S2. Pendant la ponte, un épais brouillard s'est souvent produit et a nui énormément aux observations dans les secteurs M, N, Q1, Q4, S3 et S4. En 1976, 16 heures-personnes ont été consacrées quotidiennement d'une façon plus ou

moins régulière à ces onze secteurs, tandis qu'en 1977, 20 heures-personnes ont été consacrées à sept secteurs, dont quatre (G1, G4, S1, U) ont été observés quotidiennement, et le reste (N, Q1, Q4), moins fréquemment.

En 1975, presque toutes les dates de ponte enregistrées à 48 heures près l'ont été dans le secteur S1 (N = 128). En 1976 et 1977, le nombre de dates de ponte enregistrées à 48 heures près était semblable (N = 288 et 274 respectivement), mais l'exactitude semble avoir été supérieure en 1977 (comme l'indiquent les durées calculées de l'incubation). En 1976, 17,1 % (N = 246) des dates de ponte ne se trouvaient pas dans l'écart de 29-36 jours d'incubation et n'étaient donc probablement pas justes à 48 heures près, tandis qu'en 1977, seulement 1,6 % (N = 168) se situaient en dehors de ces limites. Bon nombre des erreurs faites en 1976 provenaient probablement d'une mauvaise identification et de la confusion des numéros des sites en raison des difficultés éprouvées par deux observateurs inéxpérimentés qui devaient se familiariser avec quelque 500 sites chacun. En 1977, deux des trois observateurs avaient déjà travaillé dans les secteurs d'étude.

Les données relatives à la période de reproduction et au degré de réussite des couples reproducteurs des secteurs d'étude apparaissent à l'annexe 9.

1.2. Analyse des méthodes

L'observation des oeufs dépendait des déplacements périodiques des oiseaux couveurs qui exposaient la région située sous leur plaque incubatrice. La présence d'oeufs pouvait être plus facilement décelée avec certitude que leur absence. Les facteurs suivants ont influencé l'aptitude des observateurs à repérer les oeufs :

1) la période passée à observer le secteur,
2) la distance entre l'observateur et le secteur,
3) l'expérience antérieure de l'observateur,
4) la topographie du secteur et la dispersion des sites,
5) les conditions météorologiques, et
6) le stade de l'incubation et le moment du jour (probablement).

Pour évaluer l'aptitude des observateurs à détecter les oeufs, trois personnes (BD, AJG, ST) ont scruté le secteur S1 simultanément pendant deux heures à partir de 15 h 30 le 14 juillet 1977, sans échanger de commentaires. Chaque observateur a repéré des quantités d'oeufs très semblables (55, 54 et 47 oeufs) pendant cette période, mais le total des oeufs observés par les trois était de 75, de sorte que le meilleur observateur a détecté un maximum de 73 % des oeufs observés. Le secteur devait renfermer environ 140 oeufs à cette date, de sorte que six heures-personnes d'observation ne permettaient de détecter qu'un peu plus de la moitié des oeufs présents. Le taux de détection des oeufs s'est élevé au début, est demeuré constant jusqu'à 50 minutes et a ensuite baissé (figure 52).

La comparaison de deux observations similaires effectuées par AJG dans le secteur S1 pendant plusieurs jours consécutifs (figure 53) montre l'effet apparent des conditions météorologiques sur la détectabilité des oeufs. Le 12 juillet 1977, par temps ensoleillé, 31 oeufs ont été repérés en 70 minutes comparativement à 23 la veille par temps couvert. Par temps chaud, les oiseaux couveurs semblent se déplacer plus fréquemment, exposant ainsi leurs oeufs à la vue.

Si les mouvements de nature à exposer les oeufs se produisent indépendamment à intervalles irréguliers, la relation du nombre total des oeufs détectés par rapport à la durée d'observation peut être prévue à partir du taux initial de détection en utilisant la formule suivante :

$$y = 1 - (1 - r/N)^{6x} \times 100\ \%$$

où y est la proportion d'oeufs détectés en x heures d'observation, r le taux initial de détection par période de 10 minutes, et N le nombre total d'oeufs présents. En pratique, r a été estimé comme étant la moyenne des oeufs repérés au cours des trois premières périodes de dix minutes. Si l'on combine les trois observations simultanées du 14 juillet 1977, $r = 10$ et l'équation prévoit la découverte de 59 % des oeufs après deux heures, 83 % après quatre heures, et 97 % après huit heures. Ces pourcentages correspondent à peu près aux 50 % d'oeufs découverts après deux heures. Lorsqu'un seul observateur travaille par temps ensoleillé, comme ce fut le cas le 12 juillet 1977, $r = 7$ et la formule prévoit la découverte de 91,5 % des oeufs en huit heures. Pour le 11 juillet 1977, $r = 4,5$, et le pourcentage prévisible en huit heures est de 77 %.

Si l'observateur pouvait couvrir l'ensemble du secteur simultanément, la proportion des oeufs repérés serait indépendante du nombre de sites de ce secteur et, par conséquent, l'efficacité, en nombre d'oeufs enregistrés, pour un secteur d'une certaine grandeur, augmenterait en proportion de la taille du secteur. En pratique, le nombre de sites qui donne un maximum d'efficacité est déterminé par le niveau d'exactitude requis. Les dates de ponte peuvent être déterminées dans un fort pourcentage des sites déjà observés, et pour un même effort de la part de l'observateur, seulement aux dépens de la taille générale de l'échantillon. Par exemple, si un observateur peut voir 70 % des oeufs de 100 sites en quatre heures et 90 % en huit heures, en observant deux secteurs de 100 sites pendant quatres heures chacun, il peut donc repérer 140 oeufs comparativement aux 90 qui seraient détectés par l'observation d'un seul secteur. Le nombre d'oeufs pondus enregistrés dans les 24 heures est alors de 98 et 81 respectivement, même si dans le cas de deux secteurs, cela ne constitue que 41 % de tous les oeufs pondus contre 81 % dans un secteur unique. Le partage exact des efforts dépend des objectifs de l'étude.

Dans les secteurs trop éloignés pour être observés à l'oeil nu, le nombre de sites surveillés simultanément est déterminé par ceux qui se trouvent dans le champ de vision des jumelles ou de la lunette d'approche, ce qui réduit l'efficacité des comptages. La répartition des sites est également importante, ceux qui sont éloignés étant plus difficiles à observer que ceux qui sont rapprochés.

L'expérience antérieure de l'observateur est un facteur important pour déterminer sa capacité de détection. S'il connaît et se rappelle les numéros des sites, le processus d'enregistrement des observations est bref, mais s'il doit consulter une carte ou une photographie pour en trouver le numéro, son attention est détournée du secteur et il laisse probablement passer des oeufs. Les observateurs inexpérimentés étaient incapables de dire quel comportement auraient les oiseaux couveurs avant de se lever et n'ont donc pas porté assez d'attention. Tous les observateurs conviennent que leur capacité de détection s'améliore avec la pratique, mais la différence n'a pas été quantifiée.

Si les oeufs enregistrés quotidiennement constituaient un échantillon aléatoire de ceux qui s'y trouvaient, la fréquence des observations de chacun avant l'éclosion devrait donc respecter une distribution de Poisson ; comme la situation était différente ici (figure 54), cela indique que les sites variaient probablement en fonction de la facilité de détection des oeufs.

La détection était plus facile dans certains sites, comme ceux qui étaient isolés et non protégés par les parois rocheuses avoisinantes, notamment ceux où les oiseaux se trouvaient de profil par rapport à l'observateur, que dans d'autres. La détection des oeufs dissimulés par

d'autres oiseaux ou enfoncés dans des crevasses était plus difficile, parfois même impossible.

Étant donné que les oeufs ont pu être détectés plus facilement dans certains types de sites, cela signifie que les lieux pour lesquels des dates de ponte précises ont été obtenues ne constituaient pas un échantillon aléatoire, causant probablement une distorsion de l'ensemble des estimations des dates de ponte. Le fait que les pontes précoces et tardives aient pu être décelées plus facilement que celles qui se produisaient au plus fort de la pondaison est une autre source d'écart probablement plus importante. Au début de la période de ponte, notamment lorsque les vents étaient forts, de nombreux sites n'étaient pas occupés et l'attention pouvait se concentrer sur les oiseaux présents. Vers la fin de la pondaison, alors que la plupart des oeufs avaient été détectés, les observateurs pouvaient donc se tourner vers les quelques sites encore douteux. Ces deux phénomènes ont eu pour résultat d'augmenter la variance des dates de ponte basées sur les observations dans les 48 heures, comparativement à la réalité. Une comparaison des dates de pontes observées dans le secteur S1 en 1976 avec celles déduites à partir des dates d'éclosion observées illustrent cet effet (tableau 23). La proportion des oeufs pondus enregistrés dans les 48 heures pendant les quatre premières journées de la ponte (92 %) était considérablement supérieure à celle relevée au milieu de cette période (26 %).

Tableau 23
Comparaison des dates d'observation de la ponte avec celles déduites à partir des dates d'observation de l'éclosion (la période d'incubation étant fixée à 32 jours), dans le secteur S1, en 1976

	Dates de ponte				
	du 20 au 23 juin	du 24 au 27 juin	du 28 juin au 1er juillet	du 2 au 5 juillet	du 6 au 9 juillet
Observées	11	24	10	16	5
Déduites	12	39	39	20	7
Observées/ déduites x 100%	92	62	26	80	71

Le fait que la perte d'oeufs soit élevée immédiatement après la ponte (7 % des oeufs ont été perdus pendant les deux premiers jours suivant la ponte en 1977 ; voir la section 3.1 du présent chapitre) est une autre source de distorsion dans l'enregistrement de la ponte et de la réussite de la reproduction. Les secteurs n'étant visités qu'une seule fois par jour, de nombreux oeufs pondus et perdus dans les 24 heures n'ont probablement pas été détectés. Si un oeuf de remplacement était pondu, les observateurs l'enregistraient incorrectement comme un premier oeuf ; dans le cas contraire, le couple occupant le site était considéré comme n'ayant pas essayé de se reproduire. Si la possibilité de perte d'un oeuf de remplacement est indépendante de celle du premier oeuf, les chances que les deux oeufs ne soient pas détectés sont très réduites (<1 %), mais les oeufs pondus plus tard dans la saison ont probablement moins de chance d'être remplacés que les oeufs pondus plus tôt. Cette lacune touche toute méthode ne comportant pas l'observation continue des sites pendant toute la période de ponte (tâche nettement impossible), mais se fait particulièrement sentir dans les sites où la détection des oeufs est ardue. Si un plus grand nombre d'oeufs disparaissent de ces sites sans être détectés, une distorsion apparaîtra dans la réussite apparente de la reproduction. Si la régularité des observations diffère d'un secteur à l'autre, la réussite apparente de la reproduction

présentera des différences et, quoi qu'il en soit, tous les chiffres d'observation seront vraisemblablement supérieurs aux chiffres réels.

Nous espérons normaliser les techniques mises au point dans la présente étude pour assurer une surveillance à long terme des modifications des taux de renouvellement des Marmettes de Brünnich de l'Île Prince-Léopold et d'ailleurs, et c'est pourquoi il est important d'examiner l'efficacité de ces méthodes. Plusieurs facteurs semblent modifier la comparabilité des résultats obtenus dans d'autres colonies :

1) la régularité des observations et l'expérience des observateurs,
2) la distance entre les points d'observation et les secteurs, et la topographie de ces derniers, et
3) les différences de comportement propres aux colonies (p. ex., les modes de fréquentation diurnes peuvent être plus marqués dans les colonies situées plus au sud ; voir Tuck, 1961, et Birkhead, 1976*a*, 1978*b*).

La topographie d'une colonie et le comportement des oiseaux représentant des contraintes irréductibles, il est impossible d'établir des normes. Le nombre d'observations peut toutefois être normalisé dans une certaine mesure. Nous recommandons de choisir des secteurs renfermant approximativement 80 sites et de les observer pendant environ trois heures quotidiennement. Il serait ainsi possible d'observer 60 % des oeufs chaque jour et de détecter près de 50 % des oeufs pondus à 48 heures près. Par conséquent, un observateur travaillant neuf heures par jour pourrait couvrir trois secteurs renfermant un total de 200 à 250 oiseaux, ce qui se rapproche, en fait, de la régularité des observations effectuées en 1977, même si, dans l'Arctique, les conditions météorologiques empêchent presque toujours d'effectuer des observations certains jours.

2. Période de reproduction

2.1. Ponte

En 1975, le premier oeuf a été observé dans la colonie de la Falaise Est le 20 juin, et huits oeufs se trouvaient dans une superficie fréquentée par environ 100 couples sur le pilier G3, à mi-chemin vers le bas de la falaise, le 22 juin ; le premier oeuf d'un secteur d'étude a été aperçu le 23 juin. En 1976 et 1977, les premiers oeufs ont été enregistrés dans les secteurs d'étude les 20 et 21 juin respectivement. La date médiane de ponte de tous les secteurs combinés tombait le 28 juin en 1976 et le 2 juillet en 1977, tandis qu'en 1975, elle passait au 29 juin dans le secteur S1, comparativement au 3 juillet en 1976 et 1977 (figure 55).

Même si la période de ponte des premiers oeufs était similaire d'une année à l'autre, les dates variaient considérablement. En 1975, dans le secteur S1, 83 % des dates de ponte étaient comprises dans les dix premiers jours de la pondaison (N = 128). En 1976, 54 % tombaient dans les dix premiers jours, même si les dates définitives de ponte n'ont été obtenues que pour moins de la moitié des sites (N = 79) ; en 1977, seulement 40 % avaient lieu dans les dix premiers jours (N = 106). L'hétérogénéité d'une année à l'autre était importante (chi^2 = 49,1, df 2, P <0,001). Une explication possible du degré de synchronie de la ponte beaucoup plus élevé en 1975 qu'aux autres saisons serait le régime thermique de cette période. La température moyenne à 7 h pendant les dix premiers jours de la ponte en 1975 était de +4,5°C, comparativement à -0,8°C et +0,7°C pendant ces mêmes périodes en 1976 et 1977.

La ponte du dernier oeuf considéré comme faisant partie de la première ponte a eu lieu le 17 juillet en 1975, le 23 juillet en 1976 et le 29 juillet en 1977, mais il n'est pas exclu que ces couvées aient été, en réalité, des

oeufs de remplacement. Les dernières dates de toutes les pontes connues ont été le 28 juillet, le 4 août et le 2 août respectivement. Les annexes 10 et 11 donnent des détails sur les dates de ponte connues à 48 heures près pour 1976 et 1977.

La comparaison des dates de ponte entre les secteurs est rendue plus difficile par les grandes différences de la proportion des sites pour lesquels des données précises ont été obtenues. La comparaison des dates médianes de ponte de 1976 et 1977 indique qu'elles n'étaient pas totalement sans corrélation (coefficient de corrélation des rangs de Spearman, $r_s = 0,06$, $P > 0,5$), mais une comparaison des dates médianes d'éclosion donne des résultats contraires (voir la section 2.2 du présent chapitre). Il est probable que la ponte a tendance à se produire beaucoup plus tôt dans certains secteurs que dans d'autres. Le contraire serait très surprenant, puisqu'une corrélation significative apparaît entre les dates de ponte des mêmes sites d'une année à l'autre (tableau 24).

La proportion des sites où une couvée de remplacement a été observée s'élève à 29 % ($N = 77$) pour 1975, à 31 % ($N = 124$) pour 1976 et à 28 % ($N = 93$) pour 1977. Ces chiffres sont fatalement inférieurs à la réalité car certains des oeufs de première couvée n'ont pas été détectés avant d'être perdus, et ceux qui les ont remplacés ont été enregistrés comme des oeufs de première couvée. Certaines des couvées de remplacement doivent également avoir été perdues avant d'avoir été détectées. Malgré cet inconvénient, il est clair que la proportion d'oeufs perdus ayant été remplacés diminuait à mesure que la saison avançait (figure 56). Ainsi, en 1977, la majorité des oeufs perdus avant le 12 juillet ont été remplacés, contrairement aux couples perdant leur premier oeuf pondu après le 20 juillet. En supposant que les facteurs causant la perte d'une couvée sont semblables, sans égard à la date de ponte, les chances qu'une couvée de remplacement soit pondue sont nettement plus élevées si le premier oeuf est pondu au début de la saison plutôt qu'à la fin.

Tableau 24
Coefficients de corrélation des dates de ponte en un même site pendant différentes années*

Secteur d'étude	1975-1976	1975-1977	1976-1977
G	0,84(16)†	0,29(16)	0,19(21)
G4	0,67(12)†	0,41(11)	0,27(18)
N	-0,56(7)	0,34(3)	0,98(3)
Q1	0,43(8)	0,36(6)	0,19(6)
Q4	-	-	-0,60(5)
S1	0,12(59)	0,28(72)†	0,32(52)†
U	0,40(19)†	0,20(20)	0,29(34)†

* La taille des échantillons est donnée entre parenthèses.
† $P < 0,05$.
† $P < 0,01$.

Le laps de temps s'écoulant entre la disparition d'un oeuf et son remplacement ne pouvait être mesuré avec précision que lorsque la date de disparition était connue. Dans la plupart des cas, les oiseaux ayant perdu un oeuf se sont mis à copuler immédiatement, et c'est là un indice de la disparition de l'oeuf. Les périodes enregistrées variaient de 11 à 16 jours ($N = 11$) en 1975, de 9 à 17 jours ($N = 11$) en 1976, et de 11 à 17 jours ($N = 20$) en 1977 (figure 57). Sur les sept oeufs enlevés à titre d'expérience dans le secteur U le 5 juillet 1977, deux ont été remplacés en 13

jours, un en 14 jours, et quatre en 15 jours. Le secteur a été observé attentivement dans l'intervalle, et il est possible que l'observation d'un oeuf de remplacement au bout de neuf jours seulement soit due à une erreur, même si de grandes variations de la durée du temps de remplacement ont été observées pour certains oiseaux de mer [p. ex., le Fou de Bassan : de 6 à 32 jours (Nelson, 1966)].

2.2. Éclosion et durée de l'incubation

La durée de l'incubation, calculée à partir des dates de ponte et d'éclosion connues à 48 heures près, variait de 28 à 36 jours en 1975 (N = 112), de 25 à 40 jours en 1976 (N = 211), et de 28 à 36 jours en 1977 (N = 179). Les durées médiane et modèle étaient de 32 jours en 1976 et 1977, et de 33 jours en 1975 (figure 58). Certains des chiffres extrêmes enregistrés peuvent résulter d'erreurs. Étant donné que les calculs présentent une erreur maximale de quatre jours, il est probable que la variabilité est très inférieure à ce que suggère la figure 58 et que presque tous les oeufs ont éclos entre le 31^{e} et le 34^{e} jour après la ponte, comme l'a constaté Tuck (1961) à la colonie du cap Hay. En calculant les dates de ponte à partir de celles de l'éclosion, on a supposé une période d'incubation de 32 jours.

La première éclosion a été enregistrée le 24 juillet en 1975, le 20 juillet en 1976, et le 23 juillet en 1977. Même si la date d'éclosion est étroitement liée à celle de la ponte, la progression de l'éclosion apparaît à la figure 59 pour les trois années, parce que l'on disposait alors d'échantillons plus considérables pour l'éclosion que pour la ponte (voir les annexes 12 à 14). La différence d'étalement des dates de ponte des trois saisons est confirmée par les dates d'éclosion, 78 % des éclosions ayant eu lieu pendant les dix premiers jours en 1975, 47 % en 1976, et 30 % en 1977 (chi^2 = 210, df 2, $P < 0{,}001$). Les dates médianes d'éclosion étaient le 30 juillet en 1975 et 1976, et le 3 août en 1977.

En 1977, la période d'éclosion variait d'un secteur à l'autre (figure 60), et même si l'hétérogénéité n'était pas importante à l'intérieur des années, les dates médianes d'éclosion avaient une forte tendance à demeurer constantes d'une année à l'autre (tableau 25). Les dates médianes d'éclosion ont été les plus hâtives pendant les trois années dans le secteur G4 et les plus tardives dans le secteur Q1. Ces différences ne se rapportent ni à l'aspect ni aux heures d'insolation, ni à la période de la fonte des neiges. La date d'éclosion était reliée d'une façon complexe à certaines caractéristiques des différents sites de ponte (voir la section 4.3 du présent chapitre), mais cela n'explique pas l'ordre d'éclosion observé et la cause reste indéterminée. Les observateurs ont eu l'impression que des couples avaient tendance à pondre plus tôt que d'autres dans certaines parties des secteurs, mais ce phénomène est probablement lié au type de site. Les dates d'éclosion dans les sites adjacents n'étaient pas plus synchronisées que celles de l'ensemble de la population (différence médiane des dates d'éclosion entre des sites adjacents dans S1 en 1977 : 5,2 jours ; médiane pour tous les couples des sites du secteur : 4,7 jours, $z = 0{,}99$, $P > 0{,}1$).

La tendance de la période de reproduction dans certains sites à être en corrélation d'une année à l'autre, comme nous l'avons déjà souligné pour les dates de ponte, est plus évidente lorsque les échantillons sont plus importants (tableau 26), même s'il ne semble pas avoir existé de relations dans le secteur Q1. Bon nombre des corrélations sont très significatives, mais elles n'expliquent guère la variation totale des dates d'éclosion (jusqu'à 18 %). La corrélation entre 1976 et 1977 est plus importante que celle entre ces années et 1975, et est peut-être attribuable à la ponte très synchronisée de 1975.

Tableau 25
Dates médianes de l'éclosion dans sept secteurs d'étude, en 1975, 1976 et 1977 (jour 1 = 1er juin)*

Secteur d'étude	1975	1976	1977
G1	59,2	58,0	64,0
G4	58,0	57,0	61,2
N	60,8	59,4	65,9
Q1	61,7	63,5	66,0
Q4	61,1	57,5	63,7
S1	60,9	61,4	64,4
U	61,1	61,4	65,1

* Coefficients de corrélation des rangs de Spearman
1975 : 1976 r_s = 0,71, P =0,05.
1975 : 1977 r_s = 0,60, 0,1 > P >0,05.
1976 : 1977 r_s = 0,88, P <0,02.

Le fait que les sites n'expliquent qu'une petite partie des variations interannuelles des dates d'éclosion doit être dû au fait que la majeure partie de la population pondait vers la date médiane chaque année. Un test plus précis de la tendance de la ponte à se produire dans des sites particuliers à une date similaire par rapport au reste de la population a été effectué en analysant séparément les sites où a eu lieu une ponte précoce. Dans le secteur S1, où les dates d'éclosion de 76 sites étaient connues pour les trois saisons, les oisillons << précoces >> ont éclos pendant les quatre premiers jours en 1975 (22,4 %) et en 1976 (18,8 %), et pendant les six premiers jours en 1977 (16 %). Une comparaison du nombre d'années où des sites ont vu naître des oisillons précoces à une fréquence prévue, selon l'hypothèse zéro voulant que les dates d'éclosion d'une année soient indépendantes de celles d'autres années, montre que six fois plus de sites que prévu ont vu naître des oisillons précoces chaque année (tableau 27).

Tableau 26
Coefficients de corrélation des dates d'éclosion en un même site pendant différentes années*

Secteur d'étude	1975-1976	1975-1977	1976-1977
G1	0,23(30)	0,16(27)	0,41(36)†
G4	0,19(24)	-0,05(24)	0,43(28)‡
N	0,31(55)†	0,14(42)	0,18(56)
Q1	0,07(33)	0,17(59)	0(36)
Q4	-	-	0,03(46)
S1	0,24(99)‡	0,35(98)†	0,34(107)†
U	0,18(33)	0,24(31)	0,43(28)‡

* Les chiffres entre parenthèses indiquent la taille de l'échantillon.
† P <0,01.
‡ P <0,05.

Tableau 27
Comparaison du nombre de sites du secteur S1 où des oisillons ont éclos très tôt pendant 1, 2 ou 3 saisons à une fréquence prévue selon l'hypothèse zéro voulant que les dates d'éclosion, dans certains sites, soient indépendantes d'une année à l'autre. Seuls les 76 sites pour lesquels les dates d'éclosion sont connues pour les trois années (1975 à 1977) sont présentés*

Fréquence	*N*	Nb. d'années où l'éclosion a été précoce			
		0	1	2	3
Observée	76	45	13	11	7
Prévue		33,1	31,8	10,1	1,1

* Chi^2 = 19,51, df 2, P < 0,001 (catégories de 2 et 3 ans réunies).
Fréquences prévues basées sur les nombres d'oisillons précoces observés dans des sites : 1975 = 19, 1976 = 16, 1977 = 20.

2.3. Envol et durée de la période d'élevage

La durée de l'élevage chez la Marmette de Brünnich s'est avérée très variable, se situant entre 15 et 30 jours, et a subi des modifications considérables provoquées par des facteurs environnementaux. Des observations du comportement au moment de l'envol révèlent qu'il existe normalement une interaction entre l'oisillon et son parent, et qu'ils doivent tous deux être très décidés pour que l'envol réussisse (Chapitre II, section 4.9). Il faut tenir compte de la possibilité de conflit d'intérêt entre le parent et l'oisillon quant à la durée optimale de la nidification (Trivers, 1974), et le mode de résolution de ce conflit peut faire varier la durée de la période d'élevage. D'autres facteurs décisifs, sans doute plus importants, comprennent le stade de nourrissage auquel est rendu l'oisillon, probablement déterminé par la capacité d'approvisionnement de ses parents, et les conditions météorologiques et l'état des glaces à la colonie pendant la période de l'envol.

Les premiers envols ont été observés à partir des secteurs d'étude le 12 août 1975, le 8 août 1976, et le 14 août 1977. En 1975, les observations ont pris fin avant l'achèvement de la période d'envol, mais en 1976, le dernier oisillon a pris son envol le 8 septembre et, en 1977, le 11 septembre; par conséquent, la durée de la période d'envol (environ 30 jours, figure 61) était semblable à celle de l'éclosion. Les envols ont toutefois atteint un sommet plus marqué que l'éclosion. En 1976, 50 % de l'éclosion s'est produite en huit jours (du 26 juillet au 2 août), tandis que 50 % des oisillons ont pris leur envol en six nuits seulement (du 17 au 22 août). En 1977, 50 % des oeufs ont éclos en sept jours (du 30 juillet au 5 août), mais 50 % des oisillons se sont envolés en trois nuits (20-21, 22-23 et 26-27 août). Pendant la seule nuit du 22 au 23 août, 28 % de tous les oisillons élevés dans les secteurs d'étude se sont envolés des falaises.

Le nombre d'oisillons prenant leur envol était très réduit par les vitesses du vent. Un nombre maximal d'oisillons s'est envolé pendant les nuits calmes suivant les périodes de vents forts.

La durée moyenne de la période d'élevage a été de 20,8 jours en 1975 (basée sur les secteurs G1, G4, N, S1 et U), 21,4 jours en 1976, et 20,3 jours en 1977. La variation autour de la médiane était considérablement plus élevée en 1976 qu'en 1977 (figure 62), probablement en raison des mauvaises conditions météorologiques de 1976. La tendance des vents forts à retarder l'envol est illustrée à la figure 63, qui compare l'âge des oisillons s'envolant le 16-17 août 1975, après une période de vents modérés (âge moyen : 19,3 jours) avec ceux s'étant envolés le 21-22 août après deux jours de vents soufflant à plus de 32 km/h (âge moyen : 21,3 jours). Un effet semblable s'est fait sentir en

1977, année où l'âge des oisillons s'envolant le 22-23 août (âge moyen : 20,4 jours) après quatre jours de vents de plus de 24 km/h était supérieur à ceux s'étant envolés la nuit suivante (âge moyen : 18,9 jours).

On a pu établir une corrélation négative pour les trois années entre la date d'éclosion et la durée de l'élevage (figure 64). En 1976, l'effet a probablement été amplifié par les vents forts qui ont persisté pendant tout le début de la période de l'envol, jusqu'au 17 août, augmentant la durée de l'élevage des premières cohortes. D'après des observations de 1975 et 1977, la tendance n'est pas importante, sauf dans le cas des oisillons qui ont éclos après le 3 août, et elle ne touche que les oisillons qui se sont envolés pendant la seconde moitié de la période d'envol. En réalité, il est possible qu'en 1975 et 1977, la durée de l'élevage ait augmenté dès le début avec la date de l'éclosion. La durée de l'élevage des couvées de remplacement était similaire à celle de la première couvée à la même date (figure 64).

Plusieurs raisons font que les oisillons ayant éclos après la date médiane de l'éclosion prennent leur envol plus tôt que la moyenne. D'abord, cela leur permet de s'envoler au plus fort de l'envol de la colonie et donc de se protéger contre la prédation du Goéland bourgmestre. Ensuite, l'état des glaces dans le détroit de Lancaster se détériore rapidement après la fin d'août et les oisillons prennent un minimum de deux à trois semaines pour se rendre dans la baie Baffin, d'après les relevés de Johnson *et al.* (1976). Les oiseaux adultes, en effet, qui commencent à muer peu après avoir quitté la colonie, doivent aussi se hâter car ils deviennent incapables de voler à cette époque (Birkhead et Taylor, 1977). Si les oisillons dont l'éclosion est plus tardive que les autres présentent des probabilités de survie plus faibles après leur envol, paradoxalement, leurs parents s'en occuperont probablement moins, puisque ces oisillons représentent un potential moindre au niveau du rendement reproductif, et qu'ils ne peuvent justifier que leurs parents leur consacrent beaucoup d'énergie ni qu'ils diminuent leur propre possibilité de survie. Les oisillons peuvent donc être forcés de s'envoler avant d'avoir atteint leur condition physique optimale, en partie pour répondre aux besoins de leurs parents.

2.4. Facteurs influençant la période de reproduction

Les périodes de reproduction pendant les trois saisons de l'étude (1975-1977) ont été très similaires. En dépit du fait que la variation des conditions ait été considérable entre les saisons, les dates médianes de ponte ont varié de cinq jours, les dates d'apparition des premiers oeufs, de quatre jours, et l'étalement total de la ponte, de 35 à 45 jours. Avant la ponte de 1976, la lisière de glace la plus rapprochée de la colonie se trouvait à 120 km à travers l'extrémité sud du détroit de Wellington, tandis que les deux autres années, une banquise côtière était adjacente à l'île. La bordure des lisières de glace offre des aires d'alimentation très importantes pour la Marmette de Brünnich pendant la pré-ponte (Bradstreet, 1977), et de nombreux oiseaux, probablement de l'île Prince-Léopold, fréquentaient la lisière de glace du détroit de Wellington en juin 1976, de même que la bordure de la glace fixée entre les îles Griffith et Cornwallis, à environ 180 km de la colonie. Vu l'éloignement des aires d'alimentation, nous aurions pu prévoir un retard de la ponte en 1976 ; tel n'a pas été le cas, et la ponte a même eu lieu un peu plus tôt en 1976 que les deux autres années.

La période de reproduction des oiseaux est déterminée en partie par des facteurs extrinsèques, comme la nourriture disponible (Marshall, 1951 ; Perrins, 1970 ; Jones et Ward, 1976) et en partie par un rythme intrinsèque, provoqué le plus souvent par la photopériode (Thomson, 1950 ; Marshall, 1959 ; Farner, 1964, 1967 ; Murton et Westwood, 1977). En général, le développement

des organes sexuels dépend du rythme interne, tandis que le développement réel de l'oeuf est déterminé par l'environnement externe, même si ces deux systèmes sont certainement en interaction. Chez les espèces où les conditions optimales de la reproduction se développent en peu de temps, les oiseaux qui pondent tôt réussissent mieux que les retardataires. Il a été avancé que, dans de tels cas, la période de la ponte est déterminée par l'aptitude de la femelle à mener ses oeufs à l'éclosion (Perrins, 1965) ou à subvenir à ses propres besoins pendant l'incubation (Brooke, 1978). Dans les autres cas, les femelles peuvent former des oeufs quelque temps avant la ponte, mais elles ne réagissent pas immédiatement à un ou plusieurs stimuli environnementaux, probablement pour s'assurer que les jeunes seront élevés lorsque la nourriture sera assez abondante (Lack, 1968). Chez ces espèces, les sujets qui pondent au plus fort de la saison réussissent mieux leur reproduction que les sujets qui pondent au début ou à la fin de celle-ci. Dans les deux cas, une partie de cette variance peut être déterminée par les différentes stratégies adoptées par les divers oiseaux, et qui seraient basées sur la variabilité génétique à l'intérieur d'une population (Bryant, 1979).

Selon Belopol'skii (1957), la quantité de nourriture disponible au cours de la pré-ponte est cruciale pour déterminer la date de ponte des marmettes. Les dates où les premiers oeufs pondus ont été observés à Novaya Zemlia (Nouvelle-Zemble) pendant neuf ans se situaient cependant toutes dans une période de cinq jours, signe que cette période était déterminée par un facteur quelconque variant très peu d'une année à l'autre (Uspenski, 1956). Une conclusion similaire peut être tirée de l'uniformité des dates de ponte observées à l'Île Prince-Léopold, où l'éloignement des aires d'alimentation préférées présente de grandes différences d'une saison à l'autre. Il est difficile de croire que les stocks de nourriture soient suffisamment prévisibles d'une année à l'autre. La baisse observée de la réussite de la reproduction avec l'avancement de la saison de ponte (voir la section 3.3 du présent chapitre) indique, d'autre part, que les oiseaux pondant à la fin de la saison n'ont pu le faire plus tôt en raison de leur incapacité de former des oeufs.

Une explication satisfaisante de la plupart des caractéristiques de la période de la reproduction peut être obtenue en supposant que, certaines années, une partie de la population est capable de pondre quelques jours avant la normale et << se retient >> pour optimaliser la période d'élevage, tandis que le reste de la population en est incapable, à cause de contraintes énergétiques. Cette hypothèse permet de prévoir que la relation entre la date de ponte et la réussite de la reproduction devrait être très marquée lorsque la majeure partie de la population n'est pas en mesure de pondre au moment le plus propice, ce qui a pu être le cas en 1976, année à la fois précoce pour le déglacement et probablement difficile pour le ravitaillement juste avant la ponte. Le contraire s'est produit en 1977, saison apparemment tardive où les effets de la ponte sur la réussite de la reproduction étaient relativement réduits (voir le Chapitre II).

La distribution des dates de ponte et d'éclosion pendant les trois saisons était désaxée vers la droite, avec une augmentation rapide de la ponte au début de la saison et une diminution plus graduelle après la date modale. Cette distribution correspond à la prévision que certains oiseaux ajustent le moment de la ponte à un phénomène autre que leur condition de nutrition, au lieu de le faire aussitôt qu'ils le peuvent. Un tel décalage peut apporter les avantages suivants à ces oiseaux :

1) l'éclosion est prévue pour coïncider avec la période où les aliments appropriés sont les plus abondants pour l'oisillon,

2) la période pendant laquelle l'oeuf est exposé aux prédateurs sans l'apport de voisins couveurs est réduite, et
3) l'oisillon est capable de prendre son envol au plus fort de la saison, sans que la période d'élevage ne soit prolongée outre mesure.

Tous ces facteurs peuvent entrer en jeu, même s'il n'y a aucune preuve à l'appui du premier. De mauvaises conditions météorologiques immédiatement après le début de la ponte forcent la majorité des oiseaux qui ne couvent pas encore à quitter la colonie et a pour résultat de laisser les oiseaux couveurs relativement sans protection et vulnérables à la prédation des goélands. Au moment de l'envol, les oisillons qui ont éclos plus tôt doivent soit prolonger leur séjour sur les falaises et s'exposer à la prédation ou aux éboulis, soit s'envoler avant la majorité et risquer davantage d'être victimes des prédateurs.

La période de la ponte, à l'île Prince-Léopold, ressemble beaucoup à celle de la vaste colonie de Marmettes de Brünnich située près du cap Hay (île Bylot), à 300 km à l'est. En 1957, Tuck (1961) a enregistré le premier oeuf le 20 juin et la durée de la ponte était semblable à celle de l'île Prince-Léopold. En 1976, l'âge de la plupart des oisillons du cap Hay, visité le 13 août, correspondait à peu près à celui des oisillons de l'île Prince-Léopold (Gaston et Nettleship, non publié). Le fait que la banquise côtière disparaît toujours plus tôt dans le voisinage du cap Hay que plus à l'ouest est une autre preuve que la reproduction des marmettes de la région du détroit de Lancaster coïncide avec certains événements du milieu marin, événements probablement similaires au cap Hay et à l'île Prince-Léopold, au lieu de se produire aussitôt que les oiseaux sont prêts à former des oeufs.

Malgré la très courte durée apparente de la saison de reproduction entre le déglacement et l'arrivée des premières tempêtes de neige en septembre, l'étalement des dates de ponte de la Marmette de Brünnich à l'île Prince-Léopold ressemblait fort à celui de plusieurs espèces d'alcidés en climat tempéré, comme la Marmette commune (Birkhead, 1976*a*, 1977*a*), le Macareux moine (Nettleship, 1972, Ashcroft, 1976) et le Gode (Lloyd, 1976). La proportion des oeufs perdus et remplacés était plus faible que chez la Marmette de Brünnich dans d'autres colonies arctiques (Tuck, 1961 ; Belopol'skii, 1957), mais les colonies étudiées étaient très perturbées et les oeufs ont pu être perdus plus tôt que d'habitude. Cela peut également expliquer la ponte d'une seconde couvée de remplacement après la perte de la première, phénomène qui n'a pas été observé à l'île Prince-Léopold. La durée de la période de remplacement est telle que la seconde couvée de remplacement ne peut être pondue que si deux oeufs successifs sont perdus immédiatement après la ponte, ce qui semble assez invraisemblable, notamment pour des oeufs pondus au début de la saison dans un milieu non perturbé. Belopol'skii (1957) a également examiné la ponte de deux couvées de remplacement, peu probables dans des conditions naturelles. La durée observée entre la perte et le remplacement à l'île Prince-Léopold était semblable à celle enregistrée par Tuck (1961) et également à celle établie pour la Marmette commune dans l'île Skomer (pays de Galles) par Birkhead et Hudson (1977). La période variant apparemment peu avec la latitude, le taux maximal de développement de l'oeuf peut être fixé par des contraintes physiologiques communes aux deux espèces d'*Uria*.

Si le bilan énergétique de la femelle avant la ponte modifie le développement de l'oeuf, la différence de température entre le sommet et la base des falaises de l'île Prince-Léopold (probablement aux environs de 2°, selon la diminution normale de la température avec l'altitude) devrait alors modifier la période de la ponte. La ponte précoce observée en 1975 sur le pilier G3, à mi-chemin de la falaise, vient appuyer cette hypothèse. La différence équivaut à de nombreux degrés de latitude pour des oiseaux se reproduisant à une même hauteur. Une corrélation inverse entre la date de

ponte et les températures printanières a été établie par Hedgren (1979) pour les Marmettes communes de la mer Baltique. Il peut également y avoir un compromis entre la date de ponte et la taille de l'oeuf, car dans certains cas, les femelles peuvent soit pondre un oeuf relativement petit, soit retourner s'alimenter et produire un oeuf plus gros à une date ultérieure (voir le Chapitre IV).

3. Rendement reproducteur

3.1. Éclosions réussies

Bien que des tentatives aient été faites en 1975 et 1976 pour étudier la réussite de la reproduction dans 11 secteurs, seules les observations effectuées dans sept secteurs en 1977 sont incluses dans l'analyse des trois années. D'après les estimations, 84 % des premiers oeufs ont éclos en 1975, 75,7 % en 1976, et 78,1 % en 1977 (tableau 28). Le nombre d'oeufs relevés dans les sept secteurs était inférieur en 1975 (626) à ceux de 1976 et 1977 (659, 650), même si l'effectif présent lors des dénombrements quotidiens est demeuré à peu près le même. Dans les secteurs étudiés plus intensivement en 1975 (G1, S1, U), le nombre d'oeufs consignés était légèrement plus élevé en 1975 qu'en 1976 (300 contre 295), et les observations moins intensives de 1975 ont pu empêcher de découvrir un certain nombre d'oeufs, ce qui a entraîné une surévaluation de la réussite de la reproduction (voir la section 1.1 du présent chapitre). Si nous supposons un même nombre d'oeufs pondus en 1975 et en 1976, la réussite de l'éclosion peut être estimée à 79,8 %, soit un pourcentage voisin du niveau observé en 1977. Si, en plus, le secteur Q1, qui a été durement touché par une forte accumulation de neige pendant l'incubation de 1976, est exclu des chiffres pour cette année-là, la réussite pour 1976 peut être estimée à 80 % (N = 550). En tenant compte de ces deux corrections, la proportion des oeufs éclos au cours des trois années se situe entre 78 et 80 %.

Tableau 28
Nombre d'oeufs pondus et éclos et d'oisillons envolés, dans sept secteurs d'étude, de 1975 à 1977

	Premiers oeufs*			Oeufs de remplacement*			Réussite générale (total des oisillons envolés/ total des premiers oeufs, %)
Année	Ponte	Éclosion	Oisillons envolés	Ponte	Éclosion	Oisillons envolés	
1975	626	526 (84,0)	486 (92,4)	22	18 (81,8)	7 (38,9)	78,8
1976	659	499 (75,7)	436 (87,4)	39	23 (59,0)	15 (65,2)	68,4
1977	643†	502 (78,1)	470 (93,6)	26	19 (73,1)	16 (84,2)	75,6

* Les chiffres entre parenthèses indiquent les pourcentages.
† À l'exclusion de sept oeufs prélevés à des fins expérimentales en U afin de stimuler la ponte de remplacement.

La cause de la disparition de la plupart des oeufs est inconnue, mais en 1975 et 1977, nous avons observé la mortalité de certains oeufs dans le secteur S1 (tableau 29). Certains oeufs non éclos après la période normale d'incubation ont été considérés comme inféconds ou ayant subi un refroidissement et/ou pourri à un certain moment au cours de l'incubation. Ces oeufs représentaient 3,6 % de tous les oeufs atteignant au moins 35 jours d'incubation en 1975, 5,5 % en 1976, et 7,5 % en 1977.

Le taux de disparition des oeufs a été le plus élevé immédiatement après la ponte, mais a diminué ensuite pendant toute la période d'incubation (figure 65). Entre le 11^{e} et le 35^{e} jour, période au cours de laquelle le nombre d'oeufs perdus n'a guère varié, la perte atteignait 0,3 % par jour (N = 584) en 1977. Dans le cas de quelques oeufs considérés comme perdus entre le 30^{e} et le 35^{e} jour, il est possible que l'oisillon éclos ait disparu immédiatement.

Tableau 29

Causes de mortalité des oeufs, observées dans le secteur d'étude S1, en 1975 et en 1977 (ce type de données n'a pas été recueilli en 1976)

Causes de mortalité des oeufs	1975	1977
Prédation par les goélands	5	0
Oeufs ayant glissé après avoir été pondus sur la neige	0	3
Oeufs ayant roulé en bas de la corniche	1	2
Oeufs coincés dans une fissure	4	2
Oeufs écrasés	1	0
Oeufs délogés au cours de combats intraspécifiques	0	1
Oeufs délogés lorsque le parent couveur a été secoué par des vents violents	0	1
Oeufs non encore éclos le 36^{e} jour	8	13*

* Y compris deux oeufs pondus sur la neige

Le nombre d'éclosions parmi les premiers oeufs a baissé avec la date de ponte au cours des trois années, bien que seul le secteur S1 ait pu être étudié en 1975. L'effet a été plus marqué en 1976 qu'en 1977. Ainsi, en 1976, le degré de réussite est tombé de 82,6 % dans le cas des oeufs pondus entre le 20 et le 24 juin, à 60,0 % dans le cas de ceux pondus à partir du 10 juillet (figure 66). L'écart s'est avéré semblable quand les valeurs anormales du secteur Q1 ont été exclues. Dans les deux cas, le déclin a été plus marqué après la date où 80 % des oeufs avaient déjà été pondus. La proportion d'oeufs non éclos après une période normale d'incubation n'a indiqué aucune correspondance avec la date de ponte, variant de 5,4 % à 9,3 % en 1977 pour diverses cohortes.

3.2. Nombre d'envols réussis

Les valeurs représentant le nombre d'envols réussis devraient être de fiabilité égale pour les trois années. Des estimations de 92,4 %, de 87,4 % et de 93,6 % ont été obtenues pour les oisillons provenant des premiers oeufs (tableau 28), ce qui indique une proportion relativement constante de 90 % pour la réussite des envols. Les causes de mortalité observées incluent la chute en bas de la corniche, le coincement dans une fissure et la prédation par le Goéland bourgmestre. La mortalité était la plus élevée immédiatement après l'éclosion (figure 65), et est tombée à moins de 0,2 % par jour entre le 7^{e} et le 10^{e} jour après l'éclosion pour remonter ensuite entre le 11^{e} et le 14^{e} jour, peut-être par suite des tentatives d'envol de quelques oisillons (voir la section 1.1 du présent chapitre).

Comme le nombre d'éclosions, le nombre d'oisillons qui ont pris leur envol a diminué à mesure que la saison avançait (figure 67), bien que l'effet ait été le plus marqué en 1976, particulièrement pour les derniers 20 % d'oisillons à éclore. En 1977, cette baisse n'était visible que pour les oisillons éclos après le 14 août, et le degré élevé de survie des cohortes antérieures s'explique probablement par la plus grande abondance de nourriture pour les oisillons au cours de cette saison (voir le Chapitre IV, section 3). Le nombre d'oisillons issus de couvées de remplacement qui se sont envolés a atteint 65,2 % en 1976 (N = 23) et 84,2 % en 1977 (N = 19), c'est-à-dire un pourcentage semblable à celui observé chez les premiers oeufs éclos en même temps. Cependant, l'envol des oisillons issus de couvées de remplacement était inférieur en 1975 (38,9 %, N = 18) et une hétérogénéité significative apparaissait entre les années (chi^2 = 8,28, df 2, P<0,02).

3.3. Réussite de la reproduction

La réussite générale de la reproduction, calculée à partir du nombre total d'oisillons envolés, y compris ceux des couvées de remplacement, relativement au nombre de premiers oeufs pondus, a été estimée à 78,8 % en 1975, à 68,4 % en 1976, et à 75,6 % en 1977 (tableau 28). En supposant une ponte équivalente en 1975 et en 1976, la réussite de la reproduction peut être estimée à 74,8 % en 1975 et entre 68 et 76 % pour les trois années.

La réussite des premiers oeufs a été établie, pour les trois saisons, à 77,6 %, 66,2 % et 73,1 %, la proportion d'oeufs perdus qui ont été remplacés demeurant relativement constante, soit 22,0 %, 24,4 % et 18,4 % respectivement. Cependant, la réussite des couvées de remplacement a été plus élevée en 1977 qu'au cours des deux autres saisons ($chi^2 = 4,97$, df 2, $0,1 > P > 0,05$), ce qui augmente la réussite générale par rapport à 1975 et 1976.

La proportion d'oeufs perdus qui ont été remplacés a baissé à mesure que la saison avançait et, par conséquent, la proportion remplacée était inversement reliée à la date de la ponte (tableau 30). Cet effet a eu tendance à augmenter l'écart de la réussite générale entre les oeufs pondus tôt et les oeufs pondus tard (figure 68), bien que cette différence ait été relativement petite en 1977 pour les oeufs pondus jusqu'au 9 juillet (84 % des premiers oeufs) et en 1976 pour les oeufs pondus jusqu'au 4 juillet (83 % des premiers oeufs). Si la réussite de 100 % observée dans le cas du petit échantillon pour la période du 20 au 24 juin 1975 est exclue, la réussite générale est assez uniforme pour la majorité des oeufs au cours des trois saisons, une baisse radicale ayant lieu à partir du moment où environ 80 à 85 % des oiseaux ont fini de pondre. Comme la réussite des éclosions et des envols des oisillons issus de couvées de remplacement s'avère semblable à celle des premiers oeufs pondus à la même date, il semble probable que la baisse de la réussite générale des oeufs tardifs résulte surtout de la détérioration de l'environnement plutôt que de l'inexpérience ou de la mauvaise condition des oiseaux qui pondent tard dans la saison.

Tableau 30
Proportion d'oeufs perdus et remplacés, par rapport à la date de ponte du premier oeuf*

Année	≤ 30 juin	1-6 juillet	≥ 7 juillet
1975†	50%(12)	31%(13)	0%(3)
1976	82%(17)	50%(20)	17%(18)
1977	46%(13)	43%(23)	0%(19)

* La grandeur de l'échantillon apparaît entre parenthèses.
† Les valeurs pour 1975 proviennent du secteur S1 seulement.

Une comparaison entre les secteurs a révélé que les réussites des éclosions, des envols et de la reproduction en général étaient relativement semblables d'une année à l'autre, les ressemblances étant les plus marquées entre 1976 et 1977 (tableau 31). La comparaison des réussites des sites de reproduction observées les trois années a indiqué une tendance très significative de l'insuccès à réapparaître dans les mêmes lieux. Quatre fois plus de sites ont connu l'insuccès au cours des trois années que le nombre prévu selon l'hypothèse que la réussite générale lors d'une année était indépendante de la réussite au cours d'autres années (tableau 32).

Étant donné le nombre inégal d'oiseaux dans les secteurs d'étude, il se peut que les estimations du succès de la reproduction basées sur des totaux combinés soient faussées. Cependant, les estimations du nombre d'éclosions,

Tableau 31
Réussite des éclosions, des envols et de la reproduction en général dans sept secteurs d'étude, en 1975, 1976 et 1977

Secteur d'étude	Réussite des éclosions, %			Réussite des envols			Réussite de la reproduction		
	1975	1976	1977	1975	1976	1977	1975	1976	1977
G1	90,7(54)	85,2(54)	86,8(53)	95,9	95,7	97,8	88,9	83,3	88,7
G4	75,9(58)	70,3(64)	62,7(67)	97,7	88,9	85,7	74,1	62,5	55,2
N	87,7(81)	85,1(101)	84,4(96)	94,4	89,5	95,1	85,2	77,2	80,2
Q1	86,1(101)	54,1(109)	77,0(109)	85,1	69,5	91,7	73,3	40,4	71,6
Q4	82,6(86)	83,3(90)	77,0(87)	93,0	80,0	94,0	76,7	67,7	77,0
S1	79,2(178)	79,5(176)	80,4(179)	95,0	92,9	95,8	77,0	78,4	77,1
U	92,6(68)	73,8(65)	73,1(52)*	87,3	91,7	89,5	82,4	70,8	69,2
$\bar{X}$	85,0	75,9	77,3	92,6	86,3	92,8	79,7	68,6	74,1

Coefficients de corrélation par la méthode des rangs de Spearman (r_s) et coefficient de concordance de Kendall (W)

	1975-1976	1975-1977	1976-1977	W
Réussite des éclosions	0,36	0,36	0,71	0,65†
Réussite des envols	0,54	0,21	0,61	0,63†
Réussite de la reproduction	0,88†	0,68	0,87†	0,87‡

Corrélation de la réussite des éclosions et de la réussite des envols:

1975	1976	1977
-0,43	0,61	0,93‡

* Non compris sept oeufs prélevés à des fins expérimentales.
†$P<0,05$.
‡$P<0,01$.

Tableau 32
Comparaison de la réussite de la reproduction à la même aire entre différentes années*

	1976		Chi^2	P
1975	Réussite	Échec		
Réussite	324	127		
Échec	64	39	3,92	≈ 0,05
	1977			
1975	Réussite	Échec		
Réussite	347	99		
Échec	66	32	4,81	< 0,05
	1977			
1976	Réussite	Échec		
Réussite	337	83		
Échec	105	59	16,67	<0,01

		1975	1976 Réussite	1976 Échec
1977	Réussite	Réussite	257 (236,2)	77 (88,7)
		Échec	52 (52,2)	11 (27,6)
1977	Échec	Réussite	60 (73,4)	32 (23,9)
		Échec	9 (16,2)	22 (5,3)

*Les fréquences prévues sont entre parenthèses :
$Chi^2 = 74,4$, df 7, $P<0,01$.

d'envols ainsi que de la réussite de la reproduction calculées comme moyennes des secteurs individuels sont très semblables à celles dérivées des données combinées (tableaux 28 et 31). Le plus grand secteur, S1, a connu un succès moyen au cours des trois années.

Des couples ont été observés à un certain nombre de sites où les oisillons s'étaient envolés, et ces oiseaux s'accouplaient parfois ou se nettoyaient mutuellement les plumes, s'identifiant de cette façon comme membres du couple original. L.M. Tuck (communication personnelle) a également découvert que les deux oiseaux marqués présents au site après l'envol de l'oisillon constituaient le couple original. Il semble probable que cette situation indiquait la mort de l'oisillon ; Lloyd (1976) a avancé cette même hypothèse pour le Gode. Dans de nombreaux cas, nous n'avons pu établir avec certitude à quel site appartenaient ces couples car ils n'étaient ensemble que pendant de courtes périodes, ce qui nous a empêchés de faire une estimation raisonnable de la mortalité immédiatement après l'envol. Dans le secteur S1, cependant, où plusieurs observations de 24 heures ont été faites pendant la seconde moitié d'août, un minimum de 25 % des sites semblaient avoir perdu leur oisillon à quelques jours de l'envol en 1975, et un minimum de 30 % en 1977 (ce type de données n'a pas été recueilli en 1976). Ces chiffres indiquent une mortalité équivalente à celle observée pendant toute la durée de l'incubation et de l'élevage, bien que la mortalité au moment de l'envol soit peut-être considérablement plus élevée dans le secteur S1 que partout ailleurs dans la colonie, en raison de la structure physique des falaises à cet endroit, qui rend plus difficile aux oisillons la tâche d'atteindre la mer en compagnie de leurs parents.

3.4. Comparaisons entre les secteurs d'étude

Les degrés de réussite de la reproduction entre les sept secteurs étudiés intensivement au cours des trois saisons sont semblables d'une année à l'autre (tableau 31). Le nombre d'éclosions a présenté une corrélation positive pour les trois combinaisons possibles d'année, mais c'est entre les années 1976 et 1977 que le meilleur lien est apparu, peut-être parce que les données sur la ponte étaient moins précises en 1975 qu'au cours des deux autres années.

Le classement des secteurs dans l'ordre de la réussite de la reproduction présentait une corrélation étroite entre les années, le secteur G1 ayant connu la réussite la plus marquée au cours des trois années et les secteurs G4 et Q1 se partageant les deux rangs inférieurs. La période de la ponte dans chaque secteur n'a pu être comparée qu'en 1976 et 1977, et aucune corrélation n'a été mise en évidence entre les dates médianes de ponte (r_s = 0,14, P<0,5). Les dates médianes d'éclosion ont présenté une corrélation positive entre toutes les années (tableau 25), mais elles n'étaient pas en corrélation avec la réussite générale. En outre, bien que cette réussite ait présenté une corrélation positive avec la date médiane de ponte en 1976, il n'en a pas été de même en 1977. Le gros de l'écart entre les deux années était dû au secteur G4 qui, avec une sixième place pour la date de ponte en 1976 et une première place en 1977, s'est classé au sixième rang pour la réussite de la reproduction des deux années. La différence observée est peut-être due à des particularités propres au secteur G4, probablement aux conditions atmosphériques locales.

Le classement *a priori* des secteurs en parcelles périphériques (G1, Q1 - tous deux situés au sommet de la falaise et s'étendant sur des corniches bien espacées) et parcelles centrales (G4, Q4 - situés sous le sommet de la falaise et comportant des corniches de reproduction entassées) n'était pas relié à la réussite de la reproduction. De même, l'orientation n'a joué aucun rôle car les secteurs G1 et G4, et Q1 et Q4, tous situés sur la même face de la falaise et exposées aux mêmes conditions, ont présenté des réussites générales très différentes (tableau 31). Il semble peu probable que les écarts de la réussite de la reproduction observés dans les divers secteurs puissent être attribués

aux caractéristiques physiques qui différencient les zones ; ces écarts seraient plutôt le résultat de la compatibilité des sites de reproduction dans les secteurs (voir la section 4.2 du présent chapitre).

4. Facteurs influençant la réussite de la reproduction

4.1. Réoccupation des sites d'année en année

Assez peu de données ont pu être obtenues sur la réoccupation de lieux de reproduction par des oiseaux individuels. Quatre oiseaux ont été marqués à la couleur en 1975, quatre autres en 1976, et six en 1977. Les oiseaux de l'échantillon de 1975 ont tous occupé les mêmes sites en 1976, ou une zone de 1 à 5 cm voisine, et au moins trois individus étaient présents en 1977. Trois oiseaux de l'échantillon de 1976 ont occupé les mêmes sites en 1977, et le quatrième a été aperçu de façon sporadique à 3 m du lieu d'origine sans toutefois se reproduire. Cet oiseau n'a été repéré qu'à la fin de juillet, et il est possible qu'il ait tenté de se reproduire à son site original, mais sans succès. Les six oiseaux marqués en 1977 ont réoccupé les mêmes lieux en 1978. Il semble donc qu'en général, les oiseaux occupent les mêmes sites d'une année à l'autre, et l'on peut raisonnablement supposer que la plupart des sites qui servent d'une année à l'autre sont repris par les mêmes couples. Une réoccupation semblable des lieux a été observée chez la Marmette commune (Southern *et al.*, 1965 ; Birkhead, 1977*a*) et d'autres alcidés (Nettleship, 1972 ; Lloyd, 1976).

Parmi les 652 sites occupés à l'intérieur des secteurs d'étude en 1976, 10,1 % n'ont pas été utilisés en 1977, tandis que 8,9 % des sites occupés en 1977 n'avaient pas servi l'année précédente (les comparaisons avec l'année 1975 1975 ont été exclues en raison de la possibilité d'une identification erronée des sites lors d'une rénumérotation en 1976). Certains changements de sites observés en 1977 étaient probablement la conséquence d'un déplacement des oiseaux qui s'étaient accouplés en 1976, tandis que d'autres étaient dus à la présence d'oiseaux se reproduisant pour la première fois. Quelques disparitions pourraient être attribuées à une mortalité des oiseaux en dehors de la saison de la reproduction. Les changements de sites ont été imposés dans certains cas par des modifications de la structure des corniches de reproduction. Entre 1976 et 1977, une corniche où se trouvait un site du secteur U, une autre comprenant trois sites en G1, et une troisième de deux sites en G4 ont disparu par suite de l'érosion. Ces lieux représentaient moins de 1 % du total des sites, mais si les six couples ainsi délogés se sont établis dans d'autres sites des mêmes secteurs, ils constituaient 10 % des oiseaux s'établissant sur de nouveaux sites. En 1975, un important éboulement en Q4 pendant la pré-ponte a détruit certaines corniches occupées. Il est fort probable que les éboulements créent aussi de nouveaux sites de reproduction, et si plusieurs se forment ainsi en même temps, de jeunes oiseaux y seront attirés, constituant un groupe d'individus du même âge susceptibles d'occuper l'endroit pendant une durée considérable.

Parmi les sites de 1976 qui n'ont pas été réoccupés en 1977, 34,8 % des oisillons éclos des premiers oeufs se sont envolés, comparativement à 69,5 % des oisillons des sites occupés pendant les deux années. En 1977, la réussite des lieux qui n'avaient pas été occupés l'année précédente a atteint 59,6 %, comparativement à 74,4 % pour les endroits où des oiseaux se sont installés les deux années. Ces différences semblent se retrouver dans tous les secteurs (tableau 33). Au total, 17,5 % des sites qui n'avaient pas réussi en 1976 n'étaient pas occupés en 1977, comparativement à 5,8 % de ceux où une réussite avait été observée (tableau 34). Si les sites inoccupés en 1975 sont considérés séparément, l'effet est plus marqué : 47,1 % des sites qui n'ont pas

réussi sont demeurés inoccupés en 1977, contre 8,9 % des endroits qui avaient réussi. L'effet pour les sites occupés en 1975 et 1976 est moindre, quoique encore significatif : 12,8 % des sites qui n'ont pas réussi sont demeurés vacants en 1977, contre 4,9 % des sites qui avaient réussi.

Tableau 33
Réussite des premiers oeufs pondus sur des sites de nidification inoccupés en 1976 et 1977, comparativement à la réussite observée aux endroits occupés les deux années*

	% des premiers oeufs dont les oisillons se sont envolés (*N*)			
Secteur d'étude	Réussite en 1976 des sites inoccupés en 1977	Réussite en 1977 des sites inoccupés en 1976	Réussite des sites occupés les deux années 1976	1977
G1	50% (4)	67% (3)	84% (50)	86%
G4	50% (8)	36% (11)	64% (56)	57%
N	33% (12)	71% (7)	82% (89)	81%
Q1	8% (13)	61% (13)	42% (96)	72%
Q4	33% (6)	33% (3)	69% (84)	74%
S1	43% (14)	71% (17)	76% (162)	78%
U	44% (9)	67% (3)	69% (49)	65%
Résultat global	34,8% (66)	59,6% (57)	69,5% (586)	74,4%

* Comparaison de la réussite globale en 1976 des sites occupés et inoccupés en 1977 (colonnes 1 et 3) : $chi^2 = 31,6$, df 1, $P > 0,01$.
Comparaison de la réussite globale en 1977 des sites occupés et inoccupés en 1976 (colonnes 2 et 4) : $chi^2 = 5,7$, df 1, $P > 0,05$.

Tableau 34
Réoccupation des sites de reproduction en 1976 et 1977 par rapport à la réussite générale en 1976*

	1977	
État des sites et année	Sites occupés	Sites inoccupés
Tous les sites occupés en 1976		
Réussite	407	23(5,3%)
Échec	202	43(17,5%)
Sites non occupés en 1975, mais occupés en 1976		
Réussite	41	4(8,9%)
Échec	18	16(47,1%)

* Analyse d'hétérogénéité incluant tous les sites : $chi^2 = 26,34$, df 1, $P<0,001$.
Analyse des fréquences observées pour les sites inoccupés en 1975 par rapport à la répartition prévue basée sur les lieux occupés les deux années : $chi^2 = 37,35$, df 3, $P<0,001$.
Analyse d'hétérogénéité parmi les sites occupés les deux années : $chi^2 = 11,83$, df 1, $P<0,001$.

La comparaison des dates d'éclosion indique que la proportion d'oeufs pondus dans des endroits inutilisés l'année précédente s'est élevée à mesure que la saison avançait (figure 69). Etant donné que les nouveaux sites ont connu une réussite moindre que ceux qui avaient été utilisés l'année précédente, cet effet pourrait expliquer en partie la baisse saisonnière observée dans la réussite de la reproduction. Toutefois, cette contribution est probablement faible, car une extrapolation des dates d'éclosion indique que

les nouveaux sites de reproduction n'ont représenté que 23,5% des oeufs pondus à compter du 10 juillet, ce qui entraînerait une réduction de seulement 3,5 % pour la réussite générale des oeufs pondus pendant cette période par rapport à ceux pondus antérieurement. Cette situation est comparable à la baisse observée d'environ 30 % (figure 68).

Dans les sites qui n'ont pas réussi en 1976 mais qui ont été réoccupés en 1977, les éclosions ont été plus tardives que dans les sites qui avaient réussi en 1976 (tableau 35). La qualité du site, la condition de ses occupants et la date de ponte doivent être interreliées, mais il n'est pas possible de différencier les effets de chacune sur la réussite de la reproduction sans observer des oiseaux identifiables individuellement. Comme les sites n'ayant pas réussi une année ont tendance à rester vacants l'année suivante, certains endroits occupés pendant des années consécutives seraient donc en fait utilisés pour la première fois la deuxième année par de nouveaux oiseaux après avoir été abandonnés par les anciens occupants. Si cette hypothèse s'avère exacte, la différence entre les sites occupés par les mêmes oiseaux pendant des années consécutives et ceux occupés pour la première fois doit être supérieure à celle que nos observations nous permettent de supposer.

4.2. Caractéristiques des sites de reproduction

Les Marmettes de Brünnich se reproduisant à l'Île Prince-Léopold se sont installées sur les falaises à partir d'une hauteur de 6 m au-dessus du niveau de la mer jusqu'au sommet, mais la densité la plus forte a été observée dans la colonie de la Falaise Est près du sommet et dans celle de la Pointe Nord occupant la moitié inférieure de l'escarpement. La hauteur des sites de

Tableau 35
Dates d'éclosion dans le secteur S1, en 1977, par rapport à l'occupation et à la réussite générale en 1976*

Date d'éclosion en 1977	Sites occupés en 1976		Sites inoccupés en 1976
	Réussite	Échec	
Avant le 27 juillet	7	-	-
27-29 juillet	15	-	-
30 juillet - 1er août	19	7	1
2-4 août	27	6	3
5-7 août	16	3	1
8-10 août	4	4	1
11-13 août	5	1	3
14-16 août	4	1	2
17-19 août	-	2	-
20-22 août	2	1	1
Total	99	25	12

* Comparaison des dates d'éclosion aux sites où la reproduction a été réussie et non réussie en 1976 : U de Mann-Whitney = 1599, z = 2,25, P = 0,012. Comparaison des sites occupés et inoccupés : U de Mann-Whitney = 1111,5, z = 2,82, P = 0,002.

reproduction par rapport au niveau de la mer semble être déterminée surtout par la distribution des corniches propices, les petites échancrures du sommet de la Falaise Est fournissant un plus grand nombre de sites que les zones inférieures affouillées à certains endroits. Les couches dures qui forment de petites projections sur la façade de la falaise donnent souvent lieu à des concentrations locales de sites de reproduction, répartissant les oiseaux en bandes horizontales le long de la falaise. La figure 70 illustre la

distribution des sites de reproduction dans une section typique de la colonie de la Falaise Est, les dénombrements ayant été effectués à l'aide de photographies de recensement.

Deux types principaux de corniche ont été repérés dans la colonie de la Falaise Est :

1) de petites corniches, plus ou moins horizontales, formées par le clivage horizontal des roches sédimentaires le long de leur plan de stratification, qui varient en longueur, de quelques centimètres à plusieurs mètres, et qui ont en général moins de 15 cm de large ;
2) des corniches plus larges, quelques-unes atteignant 1 m, et qui sont inclinées de 30 à 45° vers la mer. Ces structures proviennent de la fissuration de marnes mal stratifiées qui apparaissent en alternance avec le siltstone calcaire plus typique de l'endroit, et sont habituellement recouvertes d'un fin talus d'éboulis dont les cailloux ont un diamètre pouvant atteindre jusqu'à 5 cm.

Un type intermédiaire de corniche a été découvert à des endroits où le roc se fissure en blocs irréguliers et forme de petites corniches à des niveaux légèrement différents. Étant donné la morphologie horizontale des couches de roche possédant ce type de fissuration et l'entassement des marmettes à cet endroit, il semblait, à une certaine distance, n'y avoir qu'une seule corniche occupée par plusieurs rangées d'oiseaux. La plupart des sites de reproduction du secteur N appartenaient à ce type. Ailleurs, ces lieux étaient occupés par des mouettes.

Sauf exception, les marmettes et les mouettes occupaient surtout les corniches du premier type, tandis que les fulmars occupaient celles du second type. En général, les mouettes fréquentaient les plus petites corniches, tandis que les marmettes prenaient possession des plus grandes. Les trois espèces étaient plus ou moins voisines sur certains escarpements. La compétition interspécifique pour les sites de reproduction s'est manifestée par des combats et par l'occupation de certains sites par des espèces différentes d'une année à l'autre.

Les corniches occupées par les Marmettes de Brünnich variaient en largeur, mais elles avaient au minimum la longueur de la patte de l'oiseau et du tarse. Plusieurs corniches étaient si petites que la queue de l'oiseau couveur dépassait le bord. Sur les corniches les plus étroites, la relève d'incubation exigeait une longue manoeuvre au cours de laquelle l'oeuf passait d'une patte d'un oiseau aux deux pattes de l'autre ; sur une autre petite corniche, fermée de deux côtés par des parois, le couveur abandonnait l'oeuf et son partenaire sautait d'en haut sur la corniche.

À cause de la grosseur de l'oeuf et de la position de la plaque d'incubation chez la Marmette de Brünnich, l'incubation ne peut réussir que si le sternum de l'oiseau est soulevé et appuyé pendant cette activité. Les oiseaux pondent donc souvent leurs oeufs près d'un escarpement vertical, même si certaines corniches sont larges et plates (Williams, 1974), afin de se presser contre la falaise pour y appuyer leur sternum et maintenir leur corps inclinés vers le haut. Certains oiseaux vont s'appuyer sur des roches ou des blocs, et ceux qui se reproduisent sur les larges corniches faisant face à la mer utilisent les petites échancrures comme soutien. Habituellement, les individus qui ne couvent pas se mettent à plat sur la corniche.

À quelques endroits dans la colonie de la Falaise Est, de larges corniches inclinées vers la mer étaient occupées par des marmettes formant plusieurs rangées. La plupart de ces sites étaient trop loin du point d'observation le plus proche pour permettre un examen détaillé de la topographie. Dans un cas, cependant, près du sommet de la falaise, il a été

possible de déterminer que la corniche était recouverte de fragments rocheux plats d'une épaisseur variant de 2 à 10 cm. Les sites de reproduction se trouvaient le long des bords supérieurs de ces fragments, qui constituaient de petites corniches inclinées vers la falaise. Aucun des sites des secteurs d'étude n'appartenait à ce type.

Afin d'étudier l'effet des différentes caractéristiques des sites de reproduction sur la réussite générale, chaque site sur lequel a été pondu un oeuf, au moins au cours d'une année, a été classé selon sept critères, chacun renfermant un certain nombre de catégories (figure 71) :

1) *voisins* - le nombre de voisins à moins d'une longueur d'oiseau du couveur (quatre catégories) ;
2) *pente* - le degré d'inclinaison de la corniche (trois catégories) ;
3) *dimension* - la largeur de la corniche (trois catégories) ;
4) *parois* - le nombre de faces verticales de la falaise situées à moins d'une longueur d'oiseau du site (quatre catégories) ;
5) *fissure* - la présence ou l'absence d'une fissure ou d'une crevasse dans laquelle l'oisillon peut se cacher au besoin (deux catégories) ;
6) *couverture rocheuse* - l'importance de la projection rocheuse immédiatement au-dessus de la corniche, qui forme une couverture (trois catégories) ;
7) *neige* - la date à laquelle la neige est disparue du site de reproduction en 1976 (sept catégories).

Tous les classements ont été réalisés à distance par un seul observateur utilisant une lunette d'approche orientée obliquement vers le bas. Les erreurs de classement sont possibles, étant donné l'éloignement de l'observateur. Quelques sites de reproduction n'ont pu être classés.

Le rendement reproductif de tous les sites pendant les trois années a été comparé séparément par rapport à chaque caractéristique. Les caractéristiques qui ont mis en évidence des relations significatives avec la réussite générale ont été comparées ensuite au moyen d'une analyse à deux sens des caractéristiques prises deux à deux dans le but de découvrir des interactions dépendantes et indépendantes. Les résultats figurent ci-dessous :

1) *Voisins* - Le nombre d'oiseaux installés près du couveur peut influer sur le rendement reproductif en réduisant la vulnérabilité aux prédateurs ou en augmentant les risques de perte accidentelle des oeufs ou des oisillons lors de combats intraspécifiques (Chapitre II, section 4). Conséquemment, il n'a pas été possible d'évaluer au début l'effet du nombre de voisins sur la réussite de la reproduction.

Les sites où le couveur avait un voisin étaient les plus nombreux (45,3 %), ceux sans voisins (26,3 %) ou avec deux voisins (25,7 %) étant assez fréquents ; ceux avec trois voisins étaient rares (2,7 %). Au cours des trois années, la réussite générale a augmenté avec le nombre de voisins jusqu'à un maximum de deux (tableau 36). La réussite générale était inférieure chez les oiseaux possédant trois voisins par rapport à ceux qui n'en avaient que deux, probablement parce que certains de ces lieux de reproduction se trouvaient à la limite extérieure des groupes, là où il n'y avait aucune paroi verticale pour les protéger (voir ci-dessous). La réussite générale moyenne aux lieux de reproduction sans voisin s'est révélée inférieure dans une proportion de 7,8 % à celle observée aux sites ayant un voisin, et dans une proportion de 11,2 % à celle des lieux ayant deux voisins. L'hétérogénéité des sites sans voisins par rapport à ceux à un voisin et ceux à deux voisins s'est révélée significative en 1975 et en 1977.

2) *Pente* - Le degré d'inclinaison de la corniche est un facteur important qui détermine si un oeuf délogé de son lieu de ponte demeure sur la corniche ou en tombe. Les pentes ont été classées dans trois catégories selon que les

Tableau 36
Réussite générale (%) de tous les sites de reproduction par rapport au nombre de voisins

Année	Nombre de voisins*				*N*
	Aucun	Un	Deux	Trois	
1975	70,8(144)	81,9(276)	86,3(161)	85,7(14)	595
1976	67,5(157)	69,5(285)	75,3(166)	62,5(16)	624
1977	67,3(165)	77,5(284)	77,6(161)	70,6(17)	627
Moyenne	68,5	76,3	79,7	72,9	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.
Analyse de l'hétérogénéité intra-annuelle, à l'exclusion des sites de reproduction à trois voisins :
1975 : $chi^2 = 12,95$, df 2, $P<0,01$.
1976 : $chi^2 = 2,68$, df 2, $0,3 > P > 0,2$.
1977 : $chi^2 = 6,32$, df 2, $0,02 > P > 0,01$.

corniches étaient inclinées vers la mer, vers la falaise ou qu'elles étaient plus ou moins horizontales. Nous supposions que les sites inclinés vers la mer connaîtraient une réussite inférieure aux sites horizontaux, et que ceux-ci seraient moins propices que ceux inclinés en sens opposé à la mer. En fait, ce dernier type de corniche était rare (0,3 % de tous les sites), et nous l'avons exclu de l'étude.

Le degré de réussite générale des sites horizontaux était supérieur à celui des sites inclinés vers la mer au cours des trois années (tableau 37), bien que la différence en 1975 ait été très petite. En moyenne, le rendement reproductif des sites inclinés était inférieur dans une proportion de 4,7 % à celui des lieux horizontaux, la différence se révélant significative en 1976.

Tableau 37
Réussite générale (%) de tous les sites de reproduction par rapport à l'inclinaison de la corniche

Année	Inclinaison de la corniche*			*N*
	Sens opposé à la mer	Corniche horizontale	Vers la mer	
1975	50,0(2)†	81,6(309)	81,0(269)	580
1976‡	50,0(2)	73,9(333)	63,7(289)	624
1977	100,0(2)	76,2(328)	72,9(284)	614
Moyenne	-	77,2	72,5	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.
† Analyse d'hétérogénéité, à l'exclusion des pentes positives :
$chi^2 = 7,74$, df 1, $P<0,01$.
‡ Données exclues de l'analyse (voir texte).

3) *Dimension* - Tout comme l'angle d'inclinaison, la largeur de la corniche peut influer sur le degré de réussite générale en déterminant les risques de chute d'un oeuf délogé. La largeur a également un effet sur la vulnérabilité d'un site de reproduction à la prédation par le Goéland bourgmestre, bien que les facteurs en jeu dans ce cas soient probablement complexes (Chapitre II, section 4.10). La largeur de la corniche influence également le nombre de voisins présents sur le site (voir ci-dessous).

Les sites de reproduction ont été classés selon trois catégories : corniche étroite, où la queue du couveur dépasse le bord ; corniche large, qui contenait l'oiseau en totalité ; et plate-forme, d'une largeur équivalant à au moins deux longueurs d'oiseau. Le classement a été effectué en prenant les oiseaux couveurs comme mesure étalon. Les corniches étroites abritaient le plus grand nombre de sites de reproduction (42,4 %), suivies des corniches larges (36,0 %) et des plates-formes (21,6 %).

Il n'y avait guère de différence quant à la réussite générale entre les trois catégories en 1975. En 1976 et 1977, les oiseaux établis sur les corniches larges ont connu le plus grand succès, suivis de ceux sur les corniches étroites et enfin de ceux sur les plates-formes (tableau 38), bien que l'hétérogénéité n'ait pas été significative au cours des deux années. La réussite générale moyenne des corniches étroites était inférieure à celle des corniches larges (2,3 %), de même que le rendement observé sur les plates-formes (4 %).

Tableau 38
Réussite générale (%) par rapport aux dimensions de la corniche

Année	Dimensions de la corniche*			
	Étroite	Large	Plate-forme	*N*
1975	81,1(238)	80,1(226)	80,8(130)	594
1976	68,4(263)	71,5(246)	65,9(126)	635
1977	73,3(266)	78,3(226)	71,1(135)	627
Moyenne	74,3	76,6	72,6	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses. L'hétérogénéité intra-annuelle n'était pas significative.

4) *Parois* - En plus d'offrir un appui pour les couveurs, les parois verticales adjacentes à un site de reproduction protègent les oiseaux contre la prédation et empêchent un oeuf qui a été délogé de rouler dans certaines directions. Une corrélation positive entre la réussite de la reproduction et le nombre de parois adjacentes à un site de reproduction était donc prévue. Relativement peu de sites ne possédaient aucune paroi (6,1 %), la majorité en ayant une (63,5 %) ou deux (28,5 %). Les sites à trois parois ne représentaient que 1,9 % du total, et comme il s'agissait le plus souvent de fissures profondes complètement recouvertes, ils ont été omis de la plupart des comparaisons.

La corrélation prévue entre la réussite de la reproduction et le nombre de parois présentes n'a pu être établie pour aucune des trois années (tableau 39). Le rendement reproductif en 1975 et 1976 était le plus élevé aux sites à une paroi, et le plus faible aux lieux sans aucune paroi pour les trois années. En moyenne, la réussite des sites sans paroi était inférieure dans une proportion de 11,2 % à celle des sites à une paroi, et de 12,6 % à celle des sites à deux parois. En omettant de l'analyse les sites à trois parois, l'hétérogénéité entre les catégories est apparue statistiquement significative en 1977 et s'est approchée de ce point en 1976.)

Fissures - À l'occasion de quelques absences temporaires des deux parents, des jeunes marmettes ont été aperçues se cachant dans des fissures des crevasses adjacentes aux sites de reproduction. Dans certains cas, ce comportement peut leur permettre d'échapper à leurs prédateurs, bien que certaines fissures proches des sites de reproduction n'aient pas été utilisées par les oisillons. Il nous a été impossible de déterminer si ces fissures étaient impropres comme cachettes ou si elles étaient inutilisées à cause d'une différence de comportement entre les individus. Il semble donc que le

Tableau 39
Réussite générale (%) par rapport au nombre de parois

Année	Nombre de parois*				*N*
	Aucune	Une	Deux	Trois	
1975	77,1(35)	81,2(373)	80,0(175)	81,8(11)	594
1976	54,8(42)	71,5(396)	68,5(181)	60,0(15)	634
1977	60,5(38)	73,1(398)	81,6(179)	66,7(12)	627
Moyenne	64,1	75,3	76,7	69,5	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.
Analyse de l'hétérogénéité intra-annuelle pour les lieux de reproduction ayant de 0 à 2 parois :
1975 : chi^2 = <1, *P*>0,5.
1976 : chi^2 = 4,89, df 2, 0,1<P>0,05.
1977 : chi^2 = 8,31, df 2, 0,02<P>0,01.

classement des sites de reproduction selon la présence ou l'absence de fissures entraîne inévitablement des erreurs, bien que la non-utilisation d'une fissure visiblement propice soit rare. Seulement 5,8 % de tous les sites examinés ont été classés comme ayant des fissures utilisables.

La réussite générale des sites de reproduction possédant des fissures était plus élevée que celle des lieux sans fissures pour les trois années, bien que les différences ne soient pas apparues statistiquement significatives (tableau 40). En moyenne, les sites sans fissure ont connu 8 % moins de succès que les autres.

Tableau 40
Réussite générale (%) par rapport à la présence ou l'absence d'une fissure à l'intérieur de laquelle l'oisillon peut se cacher

Année	Fissures*		*N*
	Présence	Absence	
1975	85,7(35)	80,5(544)	579
1976	75,0(36)	68,1(587)	623
1977	85,7(35)	73,8(568)	603
Moyennes	82,1	74,1	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses. L'hétérogénéité intra-annuelle n'était pas significative.

6) *Couverture rocheuse* - Les éboulements de roches sont fréquents sur les falaises de l'Île Prince-Léopold quand la température s'élève au-dessus du point de congélation, et la mort d'oiseaux adultes et d'oisillons ainsi que la destruction d'oeufs ainsi provoquées ont été observées à plusieurs reprises les trois années. Au son de la chute de roches près d'eux, les couveurs se blottissaient près de la falaise. On peut supposer que les sites de reproduction recouverts par une saillie rocheuse sont protégés de ce danger. La présence d'une couverture peut aussi empêcher ou limiter l'accumulation de neige ou encore réduire l'accessibilité de l'endroit pour les goélands prédateurs. Conséquemment, une relation positive entre la présence d'une couverture rocheuse et la réussite générale avait été prévue.

Le classement selon cette caractéristique comportait le critère suivant lequel un site de reproduction devait se situer à moins d'un mètre d'une couverture rocheuse pour être considéré comme étant recouvert. Dans certains

cas, particulièrement lorsqu'elle était inclinée, l'étendue de la couverture était difficile à déterminer. Parmi les sites de reproduction examinés, 84,9 % n'étaient pas recouverts, 12,0 % l'étaient partiellement et 3,1 % l'étaient complètement.

La corrélation prévue entre la réussite générale et la présence d'une couverture n'est apparue qu'en 1976 (tableau 41). La réussite moyenne des sites couverts partiellement ou complètement, au cours des trois années, était presque identique à celle des sites sans couverture. Il semble donc peu probable que la présence d'une couverture ait un effet marqué sur la réussite générale, bien que les sites complètement couverts n'aient pas été assez nombreux pour nous permettre de tirer des conclusions formelles.

Tableau 41
Réussite générale (%) par rapport à l'importance des saillies rocheuses protégeant les sites de reproduction

Année	Importance de la saillie*				
	Aucune	Partielle	Complète	Partielle-complète	*N*
1975	80,8(504)	80,6(72)	72,2(18)	78,9	594
1976	68,6(538)	72,0(75)	80,0(20)	73,7	633
1977	75,0(531)	80,3(76)	36,8(19)	71,6	626
Moyenne	74,8	77,6	63,0	74,7	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.

7) *Neige* - Au cours du mois de mai des trois années, la neige tapissait les sections supérieures des falaises, couvrant la plupart des sites de reproduction dans les secteurs G1, N, Q1, S1 et U. En 1976, année où la neige a persisté le plus longtemps, la fonte a été si rapide que le 19 juin, la veille du début de la ponte, la neige avait disparu de 87 % des sites de reproduction. Cependant, le 3 juillet, date où 66 % de tous les premiers oeufs avaient été pondus, 9 % des sites étaient encore enneigés.

En 1976 et 1977, un certain nombre d'oeufs, particulièrement ceux du secteur S1, ont été pondus sur la neige. Plusieurs de ceux-ci ont glissé du lieu de ponte et n'ont pas été récupérés ou couvés. Dans d'autres cas, la chaleur du couveur a fait fondre une partie de la neige en formant un trou dans lequel s'est accumulée de l'eau de fonte qui a partiellement submergé l'oeuf. Ces oeufs n'ont pas éclos.

Les sites enneigés au début de la ponte devraient donc connaître une réussite générale inférieure à celle des autres sites. Les oiseaux établis à des endroits enneigés pendant la pré-ponte pourraient être désavantagés du point de vue thermique par rapport à ceux occupant des lieux secs, particulièrement quand la température s'élève au-dessus du point de congélation. La présence de neige sur le site de reproduction peut entraîner une plus grande dépense d'énergie pour la thermorégulation, ralentissant ainsi l'accumulation de réserves pour l'oeuf qui se développe. Étant donné que la réussite générale est reliée à la date de la ponte (voir la section 3.3 du présent chapitre), cette situation pourrait également réduire la réussite sur les sites enneigés.

La relation entre la réussite de la reproduction et la date de disparition de la neige en 1976 est peu évidente (tableau 42). Cependant, tous les sites de reproduction sur lesquels la neige était encore présente le 19 juin se trouvaient, à l'exception de huit cas, dans le secteur S1, et les valeurs obtenues pour ce seul secteur en 1976 indiquent que les sites encore enneigés le 19 juin ont connu un rendement reproductif inférieur aux autres. Un grand nombre des oeufs pondus sur la neige dans ce secteur ont été

remplacés, et les couvées de remplacement ont présenté un degré élevé de réussite, ce qui indiquerait que les sites souvent enneigés au moment de la ponte pourraient comporter certains avantages compensatoires.

Tableau 42
Réussite générale (%) pour les trois saisons par rapport à la disparition de la neige sur les sites de reproduction, en 1976*

	Disparition de la neige					Présence de neige et couverture neigeuse, 1976	
Année	30 mai	5 juin	13 juin	19 juin	3 juillet	3 juillet	13 juillet
1975	79,5	82,9	83,0	67,3	75,5	82,5	80,9
	(117)	(129)	(147)	(49)	(53)	(57)	(47)
1976	77,2	67,4	73,3	64,4	75,9	71,9	27,5
	(127)	(135)	(165)	(45)	(54)	(57)	(51)
1977	69,9	75,4	75,3	75,6	83,6	75,9	80,9
	(123)	(130)	(158)	(45)	(55)	(58)	(47)
Moyenne	75,5	75,2	77,2	69,1	78,3	71,2	63,1
1976 S1 seulement	84,6	86,4	82,6	76,9	76,6	76,8	
	(13)	(22)	(23)	(13)	(47)	(56)	

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.

Le 13 juillet 1976, une tempête exceptionnelle a laissé jusqu'à 50 cm de neige sur 51 sites dans le secteur Q1. Le rendement reproductif de ces derniers n'a atteint que 27,5 %, comparativement à celui de 53,5 % (N = 45) ailleurs dans le même secteur (chi^2 = 6,29, df 1, P<0,02). De nombreux oiseaux ont apparemment abandonné leurs oeufs pour éviter d'être ensevelis sous la neige. Les sites enneigés au cours de cette tempête ont connu un meilleur rendement reproductif en 1975 et 1977 (80,9 % les deux années) que d'autres lieux (76,6 % et 67,4 % respectivement). Cette situation indique encore que s sites susceptibles de recevoir de la neige pourraient présenter d'autres avantages.

Une comparaison des dates moyennes de ponte des premiers oeufs dans le secteur S1 par rapport à la disparition de la neige est présentée au tableau 43. Les observations montrent que la neige n'a pu retarder la ponte que sur des sites où elle était encore présente le 13 juillet, et il n'existe pas de tendance globale apparente. Conséquemment, si la présence de neige retarde la ponte, ce facteur doit être masqué par d'autres.

4.3. Effets combinés des caractéristiques des sites de reproduction

Nous ne reviendrons plus sur les fissures, la couverture rocheuse et la neige en raison de leur effet apparemment négligeable sur le rendement reproductif. Les interactions des quatre autres caractéristiques dans la détermination du succès de la reproduction ont été analysées en examinant l'effet de chacune quand les autres étaient maintenues à un niveau constant, les caractéristiques étant prises deux par deux. Des matrices distinctes ont été préparées pour chaque saison et elles nous ont permis de calculer la réussite moyenne de chaque classe. Afin de réduire la taille des matrices à trois classes par trois ou à deux classes par trois, les sites à deux et trois voisins ont été combinés, tandis que ceux présentant une inclinaison en sens opposé à la mer et ceux à trois parois ont été omis.

Tableau 43
Ponte des premiers oeufs dans le secteur d'étude S1, en 1977, par rapport à la date de disparition de la neige des aires de reproduction

Date de disparition de la neige	Nb. de sites	Date médiane de ponte des premiers oeufs (jour 1 = 1er juin)
30 mai	11	32,5
5 juin	11	32,5
13 juin	14	34,3
19 juin	7	33,0
3 juillet	28	32,9
13 juillet	27	31,7
Après le 13 juillet	6	39,7

La direction des inégalités est indiquée dans la présentation des matrices (tableaux 44 à 46). Quand ces directions sont les mêmes que celles prévues par les analyses unilatérales antérieures, les effets des deux caractères peuvent être considérés indépendants. La répartition de la taille des échantillons dans chaque classe peut aussi être comparée aux totaux marginaux afin de déterminer si les deux caractères se manifestent indépendamment. Quand ce n'est pas le cas, les différences apparentes du rendement reproductif entre les catégories indiquées par les analyses unilatérales peuvent être en partie déterminées par l'intercorrélation avec les autres caractéristiques.

Tableau 44
Réussite générale par rapport au nombre de voisins, en tenant compte des parois, de la largeur et de l'inclinaison de la corniche. Les valeurs dans chaque classe représentent la réussite moyenne au cours des trois saisons

Elément	Nb. de voisins*				
	Aucun		Un		Deux et trois
Nombre de parois					
Aucune	62,7(12)	<	64,9(13)	≈	64,8(13)
	∧		∧		∧
Une	63,0(75)	<	76,1(187)	<	80,1(136)
	∧		∧		∧
Deux	72,7(66)	<	78,3(75)	<	81,0(27)
Dimensions de la corniche					
Large	70,0(54)	<	77,8(95)	<	79,8(77)
	∨		∨		∨
Étroite	66,8(92)	<	76,8(120)	<	79,5(54)
	∨		∨		∨
Plate-forme	60,5(19)	<	74,1(69)	<	76,5(47)
Inclinaison de la corniche					
Vers la mer	69,3(77)	<	70,8(123)	<	78,1(84)
	∨		∧		∧
Corniche horizontale	65,8(84)	<	80,4(159)	>	80,0(85)

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.
Analyse du degré d'indépendance des caractéristiques des sites :
Voisin en fonction des parois, $chi^2 = 35,3$, df 4, $P<0,001$.
Voisin en fonction de la largeur, $chi^2 = 29,0$, df 4, $P<0,001$.
Voisin en fonction de l'inclinaison, $chi^2 = 1,9$, df 2, $P<0,1$.

Le tableau 44 compare entre eux des sites avec un nombre différent de voisins tout en tenant compte séparément des parois, de la largeur et de l'inclinaison de la corniche. Etant donné l'accroissement, dans les directions prévues, du rendement reproductif à l'intérieur des rangées et des colonnes,

Tableau 45
Réussite générale par rapport au nombre de parois, en tenant compte de la largeur et de l'inclinaison de la corniche. Les valeurs dans chaque classe représentent la réussite moyenne au cours des trois saisons. Les sites de reproduction à trois parois ont été omis

Elément	Nb. de parois*				
	Aucune		Une		Deux
Dimensions de la corniche					
Large	61,7(10)	<	76,5(139)	<	79,1(77)
	∨		∨		∨
Étroite	58,6(10)	<	74,8(168)	=	74,8(88)
	∧		∨		∨
Plate-forme	66,7(18)	<	74,2(91)	>	70,8(26)
Inclinaison de la corniche					
Vers la mer	63,7(23)	<	72,7(184)	<	75,4(77)
Corniche horizontale	70,5(13)	<	77,3(204)	>	76,9(111)

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.
Analyse du degré d'indépendance des caractères des sites :
Parois en fonction de la largeur, $chi^2 = 23,1$, df 4, $P<0,001$.
Parois en fonction de l'inclinaison, $chi^2 = 6,3$, df 2, $0,05>P>0,02$.

Tableau 46
Réussite générale par rapport à la largeur de la corniche, en tenant compte de l'inclinaison. Les valeurs dans chaque classe représentent la réussite moyenne au cours des trois saisons

Inclinaison de la corniche	Dimensions de la corniche*				
	Large		Etroite		Plate-forme
Corniche horizontale	81,1(127)	>	74,8(163)	<	77,4(38)
	∨		∨		∨
Vers la mer	72,0(92)	<	73,2(99)	>	72,6(93)

* La taille des échantillons apparaît entre parenthèses.
Analyse du degré d'indépendance des caractères des sites de reproduction :
Largeur par rapport à l'inclinaison, $chi^2 = 41,0$, df 2, $P<0,001$.

l'effet des voisins et celui des parois semblent indépendants, bien que l'influence des voisins à des sites sans paroi apparaisse négligeable. La manifestation des deux caractéristiques est toutefois reliée, étant donné que les sites à une paroi n'ont aucun voisin moins souvent et un ou deux voisins plus souvent que prévu dans le cas où ces deux caractéristiques n'étaient pas reliées. Cette association a pour effet d'augmenter la réussite apparente, indiquée au tableau 39, des sites à une paroi par rapport à ceux à deux parois, à cause de la surreprésentation des lieux de reproduction à deux ou trois voisins.

La direction des inégaliés est également constante quand les catégories de voisins sont comparées, la largeur de la corniche étant la même (tableau 44), mais, dans ce cas-là aussi, la manifestation des deux caractères n'est pas indépendante, et il existe une proportion plus élevée que prévue de sites sans voisins sur des corniches étroites et plus faible sur des plates-formes. Cette situation diminue le rendement apparent sur les corniches étroites et élève celui sur les plates-formes (tableau 38). Dans le cas des sites à un voisin ou plus, le rendement reproductif sur les corniches étroites est très semblable à celui sur les corniches larges.

La comparaison des catégories de voisin entre elles quant au rendement reproductif, en tenant compte de l'inclinaison, présente une situation moins constante, étant donné que les couples sans voisins ont eu plus de succès quand la pente était inclinée vers la mer que lorsque qu'il n'y avait pas d'inclinaison, la tendance inverse étant indiquée par l'analyse unilatérale de la pente (tableau 37). L'effet de l'inclinaison, indiqué au tableau 37, s'exerce surtout dans le cas des sites à un voisin, qui représentent 45 % du total.

L'effet des parois sur le rendement reproductif s'est avéré constant dans le cas des corniches larges et des corniches étroites, mais non dans le cas des plates-formes, bien que la différence n'ait pas été statistiquement significative (tableau 45). La manifestation des deux caractères ne semblait pas indépendante, car les sites sans paroi s'observaient plus fréquemment que prévu sur les plates-formes, de même que les sites à deux parois sur les corniches larges. Cette situation exagère la différence apparente indiquée au tableau 38 entre les plates-formes et les autres types de corniches.

La relation entre les parois et le rendement reproductif, l'inclinaison étant égale, concordait avec les prévisions, sauf que dans le cas de sites établis sur des structures horizontales, le rendement reproductif de ceux à deux parois était supérieur à ceux n'en possédant qu'une. Bien que les deux caractères ne soient pas répartis indépendamment, le niveau de signification ($0,02 > P > 0,05$) indique que l'association est relativement faible.

Le rendement reproductif par rapport à la largeur de la corniche, l'inclinaison étant égale, a présenté une configuration d'inégalité différente de celle prévue par les tableaux 37 et 38. Dans le cas des sites inclinés vers la mer, ce sont les corniches étroites qui ont connu le plus de succès, mais les différences étaient faibles et non significatives sur le plan statistique (tableau 46). Pour les sites horizontaux, les corniches étroites avaient le rendement reproductif le plus faible et les corniches larges, le plus élevé.

L'inclinaison et la largeur étaient fortement interdépendantes, les plates-formes présentant une proportion beaucoup plus élevée d'inclinaisons vers la mer (71 %) que les autres catégories de largeur (40 %). Cette situation tend à réduire la réussite des plates-formes (tableau 38) et explique le rendement reproductif apparemment plus faible de ces structures comparativement aux corniches étroites. Conséquemment, la majeure partie de l'effet de la largeur de corniche, telle qu'elle est définie ici, semble attribuable à une interrelation avec l'inclinaison et explique partiellement pourquoi la corrélation positive prévue initialement entre la largeur de la corniche et le rendement reproductif n'est pas apparente au tableau 38.

À l'exception de la neige, qui ne semble avoir affecté que les secteurs Ql et Sl, la majeure partie de la variation dans le rendement reproductif attribuable aux caractéristiques des sites de reproduction serait due à trois éléments : les voisins, les parois et l'inclinaison. Dans le cas des voisins et des parois, la plus grande différence est apparue entre les sites sans paroi et ceux à une paroi, l'écart entre les sites à une paroi et les sites à deux parois étant plus petit. Par conséquent, le type de site dont le rendement reproductif est le plus élevé est celui que l'on trouve sur les corniches horizontales, protégé par une ou plusieurs parois verticales, et attenant à au moins un autre site.

Les proportions des sites de chaque secteur d'étude entrant dans les catégories voisin, paroi et inclinaison (annexe 21) ont été utilisées pour établir un indice prévoyant le rendement reproductif des sept secteurs. L'indice choisi est le produit de la proportion de sites sans voisins, sans paroi et présentant une inclinaison négative (tableau 47). Une corrélation significative est apparue entre cet indice et le classement moyen des sites

Tableau 49
Proportion d'oisillons éclos hâtivement dans cinq zones du secteur S1 (voir la figure 72). Les oisillons considérés comme hâtifs sont ceux éclos les quatre premiers jours de la ponte en 1975 et 1976, et les six premiers jours en 1977

Zone	Proportion d'oisillons hâtifs (%) *		
	1975	1976	1977
I	35(17)	46(24)	24(21)
II	35(90)	27(22)	32(19)
III	23(57)	11(61)	14(59)
IV	13(23)	0(16)	9(22)
V	18(17)	8(13)	14(14)
Hétérogénéité chi² †	4,45	16,81	4,51
P	N.S.	<0,001	N.S.

* Les valeurs entre parenthèses représentent la taille de l'échantillon.
† Combinant les zones I et II, et les zones IV et V.

4.4. Analyse de la réussite de la reproduction

Relativement aux autres études de rendement reproductif chez les marmettes fréquentant l'Arctique (Uspenski, 1956 ; Tuck, 1961 ; Belopol'skii, 1957 ; Swartz, 1966 ; Johnson et West, 1975), le succès de la reproduction dans la colonie de l'Île Prince-Léopold est élevé les trois années. Les écarts sont probablement reliés aux différences déjà mentionnées entre les méthodes d'étude. Birkhead (1976a) a noté un degré semblable de réussite pour la Marmette commune, tout comme Lloyd (1976) l'a fait pour le Gode ; ceux-ci ont utilisé la même technique que nous.

Une comparaison des rendements reproductifs avec la pondaison indique que les oiseaux pondant à la fin de la période de ponte ont environ 50 % moins de chances de produire des oisillons qui s'envoleront que ceux qui pondent au plus fort de la pondaison. Il est supposé que les oiseaux ne pondent pas quand les chances sont inférieures à ce niveau, signe qu'à ce moment, le gain possible de valeur reproductive résiduelle d'un oiseau par l'élevage d'un jeune est annulé par la réduction possible de l'espérance de vie du parent, provoquée par l'amoindrissement des chances de survie au cours de l'hiver suivant. À l'aide de paramètres de population déjà définis, cette réduction possible de la survie peut être évaluée à environ 5 % du taux annuel normal de survie des adultes (tableau 50). Cependant, cette estimation est probablement maximale, parce qu'un oisillon élevé à la fin de la saison a moins de chances de survivre par la suite qu'un individu élevé plus tôt, et a une valeur correspondante moindre pour le parent.

La tendance de sites particuliers à connaître le même succès d'une année à l'autre pourrait s'expliquer par un certain nombre de facteurs. Le degré élevé de réoccupation des sites doit résulter en partie de la qualité particulière des oiseaux qui sont établis sur le site et en partie de la qualité du site de reproduction lui-même. Ainsi qu'il a été dit, il existe probablement une corrélation entre ces éléments. Étant donné la tendance des oiseaux à abandonner un site qui n'a pas réussi, nous pouvons supposer que certains de ces lieux seront occupés par des couples se reproduisant pour la première fois, et, comme ces jeunes oiseaux connaissent peu de succès, cette situation intensifie la tendance des échecs successifs au même site.

Le rendement reproductif par rapport aux caractéristiques du site de reproduction a été analysé en détail dans le cas de la Marmette commune par Birkhead (1977a), qui a découvert que la densité, partiellement dépendante des dimensions de la corniche, constituait un élément déterminant.

Tableau 50
Estimation de la réduction possible de l'espérance de vie chez les adultes au cours de l'année qui suit une éclosion tardive

Hypothèse
Dans le cas des derniers oeufs pondus, l'accroissement moyen du rendement reproductif (oisillons envolés en fonction des oeufs) est égal à la perte de la reproduction future causée par une réduction du taux moyen de survie au cours de l'année suivante.

Paramètres

Survie normale annuelle des adultes (s)	0,91 (Birkhead et Hudson, 1977)
Rendement reproductif normal (r)	0,73 oisillon/année
Rendement reproductif minimal acceptable (r')	0,40 oisillon/année
Espérance de vie (L)	7,36 années ($s^L = 0,5$)

Soit l'espérance moyenne de vie s' de l'adulte quand la ponte est tentée au point de rendement reproductif minimal acceptable

Alors $s's^x = 0,05$
Où $x = L - 1 - (r'/r)$
Donc $s' = \dfrac{0,5}{0,91^{(7,36-1-0,4/0,73)}}$
$= 0,865$

Donc, en exprimant s' sous forme de pourcentage de s = 95 %

Kaftanovskii (1938) a également observé que les marmettes qui se reproduisent dans des agrégations denses présentaient un rendement reproductif supérieur aux oiseaux qui sont plus espacés, et ce, en raison des effets différentiels de la prédation par les goélands. Johnson (1941) a constaté que la position des sites de ponte par rapport au centre d'une sous-colonie particulière était reliée à la date de ponte. Cependant, la variation de densité chez les Marmettes communes est de beaucoup supérieure à celle que l'on peut observer chez la Marmette de Brünnich. En effet, plusieurs rangées des premières s'entassent souvent sur la même corniche, et les oiseaux ont développé un comportement qui permet aux individus établis sur des sites intérieurs de passer à travers les rangées extérieures sans agression (Tschanz, 1959 ; Birkhead, 1978*b*). Cette situation est inhabituelle chez les Marmettes de Brünnich, qui normalement forment un seul rang sur la corniche, et l'effet des voisins semble donc moins important, quoique toujours là.

Une grande partie de la variation du rendement reproductif est reliée aux caractéristiques physiques des sites. Certaines de ces caractéristiques, comme l'inclinaison et le nombre de parois protectrices, peuvent être remarquées immédiatement par les oiseaux, tandis que d'autres, comme les risques d'accumulation de neige ou la prédation par les goélands, sont plus difficiles à évaluer. Toutefois, la tendance à abandonner les sites qui ne réussissent pas fait que les zones marginalement propices à la reproduction et sans désavantages clairement évidents ne sont pas colonisées de façon permanente. La différence entre les sites occupés d'une année à l'autre et ceux qui ne l'ont pas été l'année antérieure peut être reliée à l'âge des oiseaux, étant donné que les nouveaux sites sont plutôt utilisés par de jeunes oiseaux qui se reproduisent pour la première fois ; ceux-ci ont probablement

5. Résumé

1) La réussite de la reproduction a fait l'objet d'une étude par l'observation à distance de secteurs d'étude choisis et par la détermination des dates de ponte, d'éclosion et d'envol en établissant la présence ou l'absence d'oeufs et d'oisillons. La méthode a permis d'obtenir des résultats plus précis dans le cas des dates d'éclosion et d'envol que celles de la ponte. Une tendance à sous-estimer le nombre de couples reproducteurs et à surestimer le rendement reproductif est également apparue. L'écart a probablement été petit et il est dû à la durée de l'observation. Les résultats consignés en 1977 sont probablement plus exacts que ceux des autres années, la taille des échantillons étant plus petite et le nombre d'observateurs plus grand.

2) Les premiers oeufs ont été observés les trois années le 20 ou le 21 juin. Les dates médianes de ponte ont varié du 28 juin au 3 juillet, la ponte étant la plus hâtive en 1975 et la plus tardive en 1977.

3) L'incubation a duré de 31 à 34 jours et les oisillons se sont envolés entre le 15^{e} et le 25^{e} jour de leur vie, et surtout entre le 18^{e} et le 23^{e}.

4) Le remplacement des oeufs perdus ou enlevés par les prédateurs a pris de 11 à 17 jours, et la proportion des couvées de remplacement a baissé au cours de la saison, passant de 80 % en juin à seulement 30 % à la mi-juillet. Aucune couvée de remplacement n'a été pondue après le 22 juillet.

5) L'âge des oisillons à leur envol a diminué à mesure que la saison progressait, mais une variation considérable a été observée à cause de mauvaises conditions atmosphériques qui ont retardé certaines cohortes.

6) La distribution asymétrique des dates de ponte et d'autres observations indiquent que, certaines années, une partie de la population retarde la ponte au-delà de la date où elle en est capable, la période de ponte étant apparemment déterminée par d'autres facteurs. Ceci facilite la synchronie de la ponte au sein de la population, et confère à celle-ci des avantages contre les prédateurs.

7) Les premiers oeufs ont éclos dans une proportion de 76 à 84 % au cours des trois années ; de 87 à 94 % des oisillons ont survécu un minimum de 14 jours, et après cet âge, ils sont considérés comme ayant pris leur envol. La réussite générale, y compris les couvées de remplacement, a varié de 68 % (1976) à 79 % (1975), mais la mortalité survenant immédiatement après l'envol est probablement élevée.

8) La réussite de l'éclosion et de l'envol a diminué en fonction de la date de la ponte, les oeufs pondus plus tôt ayant généralement eu plus de succès. Cette diminution n'a pas été uniforme mais elle a été particulièrement marquée pour les derniers oeufs pondus dans une proportion de 20 %.

9) Les comparaisons du rendement reproductif entre les secteurs d'étude a montré que la réussite a eu tendance à être semblable d'une année à l'autre ; il en a été de même des sites individuels.

10) Les sites occupés les trois années ont généralement mieux réussi que les autres, et ceux qui n'avaient pas réussi une année ont été moins susceptibles d'être occupés l'année suivante.

11) Le rendement de la reproduction a été influencé par les caractéristiques des sites de ponte, y compris l'inclinaison et la largeur de la corniche, le nombre de parois et de voisins proches. Les caractéristiques du site étaient également interreliées, et la majeure partie de la variation observée dans la réussite générale a été attribuée à leurs effets combinés.

Chapitre IV Développement des jeunes

1. Introduction

En raison de leur valeur potentielle en tant qu'indicateurs de la quantité de nourriture disponible au cours des différentes étapes du cycle de reproduction, la grosseur des oeufs, le taux de croissance et le poids des oisillons à l'envol ont été mesurés à l'île Prince-Léopold, pour chacune des trois années de l'étude. Le rythme d'augmentation du poids des jeunes permet d'évaluer la capacité nourricière des parents, elle-même conditionnée par la quantité de nourriture disponible et les possibilités d'approvisionnement. La grosseur de l'oeuf est liée à un certain nombre de facteurs, dont l'état nutritionnel de la femelle juste avant la ponte, et elle permet d'évaluer la quantité de nourriture disponible pendant cette période (Bryant, 1978*a*). La croissance des jeunes est également associée à la grosseur de l'oeuf, le développement des oisillons éclos de gros oeufs étant plus rapide que celui des oisillons éclos de petits oeufs (Schifferli, 1973 ; Lloyd, 1976 ; Bryant, 1978*b* ; O'Connor, 1978). Les différences dans le rythme de croissance influe probablement sur l'âge et l'état des jeunes au moment de l'envol, facteur important de la survie postérieure pour plusieurs espèces d'oiseaux de mer (Perrins *et al.*, 1973 ; Jarvis, 1974).

Si la capacité d'approvisionnement des parents est le principal facteur limitatif de la croissance des oisillons, l'observation du rythme d'alimentation devrait permettre de mesurer adéquatement l'état nutritionnel des oisillons. Toutefois, l'effet du rythme d'alimentation sur la croissance des oisillons peut être atténué par l'importance des rations, car un oiseau qui prend plus de temps pour trouver de la nourriture peut rapporter des repas plus substantiels. Dans la plupart des cas, néanmoins, les données sur le rythme d'alimentation sont plus faciles à recueillir que celles sur le rythme de croissance. C'est pourquoi nous nous sommes efforcés d'évaluer le rythme auquel les oisillons ont été ravitaillés au cours de la période d'élevage des trois saisons et d'établir la relation entre le rythme d'alimentation et l'âge des oisillons, la date, et les conditions météorologiques dominantes.

La couleur et les taches des oeufs des Marmettes de Brünnich, comme celles des oeufs des Marmettes communes, diffèrent beaucoup (Drane, 1898 ; Tschanz, 1959). Les oeufs des Marmettes communes pondus au même site ont tendance à présenter la même couleur et les mêmes taches d'une année à l'autre (Seebohm, 1882 ; Aspden, 1928 ; Southern, 1951), ce qui semble indiquer que les oeufs proviennent de la même femelle. Marsault (1975) a constaté que les oeufs de femelles captives avaient la même coloration de fond, tandis que T.R. Birkhead (communication personnelle) a signalé que les taches étaient aussi uniformes. Lloyd (1976) a observé qu'il en était de même pour le Gode, même lorsque la femelle changeait de partenaire. Si la coloration de fond et les taches sont génétiquement déterminées, comme cela semble l'être (Romanoff et Romanoff, 1949), ces caractéristiques peuvent alors être reliées à d'autres caractères génétiques, y compris ceux qui influencent la réussite de la reproduction. Nous avons tenté de vérifier cette hypothèse dans la population de marmettes de l'île Prince-Léopold.

2. L'oeuf

2.1. Méthodes

Les oeufs et les oisillons ont été mesurés tous les ans à trois endroits différents (SA, SB, SC) situés au sommet de la falaise, à environ 20 m du secteur S1. Les oeufs ont également été mesurés dans une zone adjacente au secteur U. En 1977, les oeufs et les oisillons ont été mesurés à un quatrième

résultats sont difficiles à interpréter, mais il semble que le volume des oeufs foncés (classe 5) varie beaucoup plus que celui des oeufs plus pâles, ce qui expliquerait au moins une partie des variations observées dans les relations entre la couleur de fond et le volume. En 1977, la variance des indices de volume pour les oeufs de classe 5 était beaucoup plus grande que pour les oeufs de classe 4 (rapport des variances = 2,86, $P > 0,01$), qui était elle-même plus grande que les variances pour les trois autres classes.

L'étude comparée des aires de ponte assez importantes (> 20 oeufs) a permis de constater que la répartition des classes de couleur de fond était similaire, bien qu'à une plus petite échelle, les oeufs dont la couleur et les marques étaient similaires se trouvaient souvent près les uns des autres, notamment sur des corniches assez isolées. Pendant les trois années de l'étude, le secteur UA, formé d'une simple corniche, a abrité quatre couples de marmettes qui ont pondu des oeufs de classes 1 et 2, avec un anneau de grosses taches noires à la plus large extrémité. Sur la corniche adjacente, UB, où trois à six oeufs ont été observés chaque année, aucun oeuf de classe 1 ou 2 n'a été trouvé. En 1977, trois des quatre oeufs pondus sur une corniche du secteur A étaient assez curieux, appartenant à la classe 4 pour la couleur de fond, mais ayant de grosses taches brunes de forme indéfinie. La couleur des autres oeufs pondus dans le secteur A variait dans la gamme normale.

Tableau 53
Marques des oeufs par rapport à la couleur de fond (classes de couleur : 1, vert très pâle ; 2, vert pâle ; 3, vert ; 4, vert bleuâtre ; 5, vert foncé)

Plus grandes marques†	Couleur de fond des oeufs*				Total
	1 et 2‡	3	4	5	
Mouchetures	2 (5,3) b	4 (5,2)	2 (2,4)	0	8
Points	8 (21,1)	18 (23,4)	11 (13,1)	0	37
Marbrures	5 (13,2)	19 (24,7)	22 (26,2)	8 (25,8)	54
Taches	23 (60,5)	36 (46,8)	49 (58,3)	23 (74,2)	131
Total	38	77	84	31	230

* Les chiffres entre parenthèses indiquent les pourcentages pour chaque couleur de fond.

† En combinant les mouchetures et les points pour accroître les fréquences prévues, on obtient : $chi^2 = 16,1$, df 6, $P < 0,02$.

‡ Comme la classe 1 (vert très pâle) comptait un très petit nombre d'oeufs, les classes 1 et 2 ont été combinées.

Tableau 54
Répartition des classes de couleur de fond dans trois zones différentes sur les falaises est, en 1977 (voir le tableau 53 pour de plus amples détails sur les codes de couleurs)

Classes de couleur	Zone*			Total
	A	E	S	
1	0	4 (4)	1 (1)	5
2	3 (14)	17 (15)	17 (15)	37
3	7 (32)	34 (31)	37 (32)	78
4	10 (45)	41 (37)	42 (37)	93
5	2 (11)	15 (13)	17 (15)	34
Total	22	111	114	247

*Les valeurs entre parenthèses indiquent les pourcentages pour chaque zone.

2.4. Analyse

La différence de poids et de volume entre les oeufs pondus en 1977 et pendant les saisons précédentes est sans doute associée aux différentes conditions qui existent au cours de la pré-ponte. Le plus grand étalement des dates de ponte observé en 1977 indique une saison tardive au cours de laquelle s'est établie une relation entre le mécanisme intrinsèque qui contrôle le moment de la ponte et les conditions environnementales qui déterminent, pour les femelles, le moment le plus favorable pour la ponte. Au cours de cette saison, une corrélation positive a été établie entre le moment de l'éclosion et le poids initial des oisillons (voir la section 3.4 du présent chapitre). Cette situation résulte peut-être d'un choix entre la grosseur de l'oeuf et le moment de la ponte, certaines femelles produisant des oeufs plus petits que la normale pour que la ponte ait lieu le plus possible à l'intérieur des dates habituelles, et d'autres retardant la ponte des oeufs jusqu'à ce que ces derniers atteignent la grosseur normale. D'après Perrins (1970), un mécanisme similaire expliquerait les tendances contradictoires entre le nombre d'oeufs d'une couvée et le poids des oeufs chez les Mésanges charbonnières (*Parus major*). Pendant la saison exceptionnellement tardive de 1978, le volume des oeufs était encore plus inférieur à celui observé en 1977, mais la différence n'était pas très grande (Nettleship *et al.*, 1980*b*). Toutefois, en 1979, Birkhead et Nettleship (1981*b*) ont observé que les oisillons des Marmettes de Brünnich éclos d'oeufs plus gros à l'Île Cobourg et au cap Hay se sont développés plus rapidement que ceux éclos d'oeufs plus petits et avaient un poids supérieur au moment de l'envol.

Les variations de l'indice de volume en fonction de la couleur de fond indiquent que le polychromatisme peut être relié à d'autres caractères, y compris ceux qui déterminent le volume de l'oeuf. Toutefois, le volume dépend sans doute plus fortement de facteurs environnementaux que de la couleur. La présence de petits groupes d'oeufs ayant des couleurs et des marques similaires pourrait indiquer que les oiseaux dont les lieux de ponte sont rapprochés ont des liens génétiques plus étroits que ne le laisserait supposer un modèle de sélection aléatoire des sites de reproduction dans la colonie. D'autres études ont fait ressortir que les jeunes Marmettes communes retourneraient près des lieux où elles ont été élevées pour s'accoupler (Southern et Reeve, 1941 ; Birkhead, 1977*a*) et ce comportement, particulièrement appliqué aux femelles, expliquerait la présence des groupes assez homogènes qui ont été observés.

3. Croissance de l'oisillon

3.1. Méthodes

Les dates d'éclosion utilisées pour les études du développement des oisillons ont été déterminées par des visites quotidiennes des secteurs en 1975, mais ces visites ont eu lieu seulement tous les deux jours en 1976 et 1977 afin de réduire les perturbations. Les oeufs craquelés au cours d'une visite et éclos au moment de la visite suivante ont été considérés comme étant éclos de la veille, à moins que l'oisillon n'ait été mouillé, auquel cas l'oeuf était considéré comme éclos le jour de la seconde visite, de même que les oeufs éclos qui n'étaient pas craquelés au moment de la visite précédente. Pratiquement tous les oeufs craquelés ont éclos dans les deux jours suivants, même si certains (5 %) ont mis plus de temps. Certaines irrégularités dans le calendrier des visites ont été causées par le mauvais temps.

Tous les secteurs ont été visités entre 13 h et 19 h. En 1975 et 1976, après l'éclosion de la plupart des oisillons, des visites ont été faites tous les trois jours, mais en 1977 elles ont eu lieu tous les deux jours. La mortalité des oisillons associée à ces visites a été le plus élevée dans les

(figure 80). En 1975 et 1977, une autre inflexion a été observée aux environs du quinzième jour, mais elle n'a pas été décelée en 1976 alors que le poids a augmenté continuellement au même rythme au-delà du vingt et unième jour.

L'inflexion observée le quinzième jour, en 1975, est plus prononcée pour chaque oiseau que ne le suggèrent les courbes de croissance lissées, et ceci est mis en évidence lorsque les cohortes sont portées séparément sur le graphique (figure 81). L'accroissement de poids a été négligeable, après le seizième jour, chez la plupart des jeunes. De même en 1977, la représentation graphique des jeunes éclos au début de la saison et de ceux éclos à la fin de la saison indique que le poids des premiers continue d'augmenter rapidement jusqu'au vingtième jour, tandis que la courbe de croissance des derniers se stabilise après le dix-huitième jour (figure 82). En 1976, toutefois, les courbes de croissance des différentes cohortes étaient similaires (figure 92).

Les taux d'accroissement du poids ont été plus forts en 1975 qu'en 1976 pendant les treize premiers jours, et inférieurs par la suite. Toutefois, l'augmentation de poids a atteint des valeurs maximales entre le sixième et le huitième jour pendant les trois années. En 1976 et 1977, l'augmentation de poids a connu un accroissement considérable chez les jeunes âgés de huit à dix jours, alors que la première inflexion a été observée dans la courbe de croissance (figure 80). L'âge auquel la vitesse d'accroissement du poids commence à diminuer varierait donc en fonction de facteurs évolutifs intrinsèques.

Le poids maximal moyen a été le plus élevé en 1977 et le moins élevé en 1975, bien qu'il n'y ait pas eu d'hétérogénéité marquée d'une année à l'autre (tableau 56). Le poids au quatorzième jour a varié considérablement selon les

Tableau 56
Comparaisons des paramètres de croissance des jeunes selon les années. Seuls les jeunes pesés en SA, SB et SC sont compris (les données complètes sur la croissance apparaissent à l'annexe 22)

Paramètre	1975	1976	1977
Poids moyen (g) au deuxième jour	72,1 (17)*	75,3 (27)	70,8 (25)
ET	5,73	7,64	9,02
Gamme	65-84	62-86	54-91
Poids moyen (g) au quatorzième jour†	182,4	174,5	199,6
ET	23,66	20,67	28,91
Gamme	147-258	143-216	163-253
Poids maximal moyen (g)†	199,1	211,6	221,5
ET	20,56	21,85	23,31
Gamme	152-258	183-251	171-268
Poids moyen (g) à l'envol†	195,7	209,5	215,8
Longueur moyenne des tectrices (mm) au quatorzième jour	55,1	52,9	56,1
Longueur moyenne des tectrices (mm) à l'envol	70,8	73,9	71,6
Date médiane d'éclosion (jour 1 = 1er juin)	58,9	55,7	63,3
Âge à l'envol (jours)†	20,5	22,6	19,2
N (en excluant le poids moyen au deuxième jour)	27	28	25

* Les chiffres entre parenthèses indiquent la taille de l'échantillon.
† Comparaisons interannuelles ANOVA à une dimension :
poids au quatorzième jour : $F = 7,190$, $P = 0,0014$;
poids maximal : $F = 5,700$, $P = 0,0049$;
poids à l'envol : $F = 6,435$, $P = 0,0026$;
date d'éclosion : $F = 27,501$, $P < 0,001$:
âge à l'envol : $F = 11,362$, $P < 0,001$.

années, étant toutefois le plus élevé en 1977 et le moins élevé en 1976. L'absence d'hétérogénéité entre les poids maximaux est sans doute reliée aux différences compensatoires observées dans la durée de l'élevage de l'oisillon. Cette analyse ne comprend que les mesures prises en SA, SB, et SC. En 1976, une variation du poids maximal a été notée entre les différentes parties de la colonie d'après le poids de sept jeunes de la colonie de la Flèche Nord dont le site se trouvait à environ 20 m au-dessus du niveau de la mer. L'âge de ces jeunes variait entre 15 et 25 jours (âge moyen : 19,25). Leur poids moyen de 229 g était nettement supérieur au poids maximal moyen des jeunes de la colonie de la Falaise Est (t = 4,27, df 36, P <0,01) ; le poids de tous les oisillons était supérieur à celui prévu, pour leur âge, par les courbes de croissance lissées pour l'année (figure 83).

En 1977, des différences importantes ont été observées dans la vitesse de croissance des jeunes du secteur d'étude E (EA, EB, EC) et de ceux du secteur S (SA, SB, SC, SD) (figure 84). L'accroissement initial de poids a été similaire jusqu'au dixième jour, mais par la suite, la vitesse d'accroissement a varié beaucoup plus en E qu'en S, de telle sorte qu'au quatorzième jour, le poids moyen était déjà très différent (t = 4,34, df 69, P <0,01) de même que le poids maximal (t = 3,06, df 69, P <0,01). Les variations de poids ont été beaucoup plus grandes en S qu'en E à compter du dixième jour. Les tectrices primaires étaient beaucoup plus longues en S qu'en E, tant au quatorzième jour qu'à l'envol. Aucune différence majeure dans le volume des oeufs n'a été notée, bien que d'après l'échantillon plus vaste mesuré au début (y compris les oeufs dont les jeunes n'ont pas été pesés après l'éclosion), les oeufs étaient en moyenne plus petits en E qu'en S (voir le tableau 52). Aucune différence importante n'a été observée dans le poids initial (deuxième jour) ou la longueur des tectrices (tableau 52).

Tableau 57
Comparaisons des jeunes pesés en E et en S (SA-DS), en 1977, selon les secteurs d'étude

Paramètre	Secteur E		Secteur S		
	Moyenne	SD	Moyenne	SD	t
Poids (g) au deuxième jour	70,76	7,73	69,41	8,47	0,36
Poids (g) au quatorzième jour	181,50	18,66	204,51	25,17	4,34*
Poids maximal (g)	212,62	22,73	230,95	27,35	3,06*
Poids à l'envol (g)	209,79	21,93	225,41	28,11	2,59*
Longueur des tectrices (mm) au quatorzième jour	52,91	3,71	55,59	5,33	2,22
Longueur des tectrices (mm) à l'envol	70,94	6,95	75,05	7,53	2,38†
Date médiane d'éclosion (jour 1 = 1er juin)	63,26	5,03	62,35	4,88	0,77
Âge à l'envol (jours)	19,47	2,06	19,38	2,44	0,17
N	34		37		

* P < 0,01.
† P < 0,05.

3.4. Influence maternelle

Certains aspects de la croissance de l'oisillon sont apparemment influencés par l'état de la femelle avant la ponte, à cause du double facteur de la grosseur de l'oeuf et de la date de ponte. Une matrice de corrélation a été établie pour tous les paramètres indiqués au tableau 56. Nous avons

utilisé le poids des oisillons au deuxième jour comme mesure du poids initial plutôt que celui du premier jour, étant donné que l'estimation de ce dernier ne pouvait être obtenue par interpolation linéaire et que nous disposions d'un plus grand nombre de mesures directes des oisillons âgés de deux jours. Le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices au quatorzième jour ont servi à mesurer le taux de croissance, et tous les oisillons étudiés ont survécu après cette date. Les prévisions suivantes ont été faites avant l'analyse :

1) il y aurait une corrélation négative entre le poids initial et la date d'éclosion ;
2) il y aurait une corrélation positive entre le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices, au quatorzième jour, et le poids initial ;
3) il y aurait une corrélation négative entre le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices, au quatorzième jour, et la date d'éclosion ;
4) il y aurait une corrélation négative entre l'âge à l'envol et la date d'éclosion (Chapitre III, section 2.1) ; et
5) il y aurait une corrélation négative entre l'âge à l'envol et le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices, au quatorzième jour.

La durée de la période d'envol est donnée par l'âge de l'oisillon au moment de la dernière pesée. Comme la plupart des jeunes ont pris leur envol pendant la nuit, les périodes d'envol utilisées ici peuvent être inférieures de 36 heures aux périodes réelles.

Les prévisions 1 à 4 ont été basées sur l'hypothèse que les oiseaux qui pondent leurs oeufs plus tôt sont plus expérimentés ou de qualité supérieure à ceux qui pondent leurs oeufs plus tard. Par conséquent, ces marmettes peuvent pondre des oeufs plus gros et maintenir un rythme d'alimentation plus fréquent, ce qui permet aux oisillons de gagner du poids et de s'emplumer plus rapidement que ceux qui naissent plus tard. Des études sur d'autres oiseaux de mer ont montré que la grosseur des oeufs décroît avec le retard de la ponte (Coulson, 1963 ; Nelson, 1966 ; Parsons, 1975 ; Ashcroft, 1976 ; Brooke, 1978 ; Lloyd, 1979). La cinquième prévision a été faite d'après l'hypothèse que la condition de l'oisillon est l'un des facteurs qui détermine son âge au moment de l'envol et que les jeunes qui se développent rapidement s'envolent plus tôt que ceux qui croissent lentement.

Toutes les prévisions se sont vérifiées en 1977, en S, à l'exception de la première : il y a eu une corrélation positive, et non négative, entre le poids initial et la date d'éclosion des oeufs ($P < 0,01$) (tableau 58). Toutes les autres corrélations étaient significatives ($P < 0,05$) lorsque les intercorrélations tenaient compte d'une corrélation partielle, sauf la corrélation entre l'âge au moment de l'envol et le poids au quatorzième jour (cinquième prévision) qui correspondait à la prévision mais non à l'importance prévue. Il n'y avait pas de corrélation, en E, entre la date d'éclosion et le poids initial ou la longueur des tectrices ou le poids de l'oisillon au quatorzième jour. Il n'y avait pas de corrélation significative non plus entre la longueur des tectrices ou le poids de l'oisillon, au quatorzième jour, et l'âge de l'oisillon à l'envol, mais il y en avait une entre les deux mesures prises le quatorzième jour et le poids initial. La corrélation négative prévue entre la date d'éclosion et l'âge des oisillons au moment de l'envol a aussi été établie (tableau 59).

Les échantillons de 1975 et 1976 étaient plus petits que les deux échantillons étudiés en 1977, et peu de corrélations étaient significatives, bien que les prévisions 1, 4 et 5 aient été constamment vérifiées. Un sommaire des résultats obtenus au cours des trois années, par rapport aux prévisions initiales, figure au tableau 60. Il ressort des quatre séries de données que la corrélation négative prévue entre le poids initial et la date d'éclosion n'est pas une caractéristique habituelle de la colonie de l'Île Prince-Léopold,

Tableau 58

Matrice de corrélation pour les paramètres de croissance des oisillons (indiqués au tableau 56) dans les secteurs d'étude en S, en 1977 (N = 37). Les coefficients entre parenthèses correspondent aux coefficients de corrélation partielle ci-dessous*

		Poids moyen				Longueur moyenne des tectrices	
Paramètre	Âge à l'envol	Deuxième jour	Quatorzième jour	Maximal	Envol	Quatorzième jour	Envol
Date d'éclosion	-0,284†	0,357†	(-0,145)	-0,310†	-0,251	(-0,101)	-0,352†
Âge à l'envol		-0,377†	(-0,046)	0,378†	-0,291†	0,415‡	0,792‡
Poids au deuxième jour			0,277†	0,041	0,119	0,693‡	-0,048
Poids au quatorzième jour				0,796‡	0,739‡	0,488‡	0,230
Poids maximal					0,938‡	0,213	0,567‡
Poids à l'envol						0,259	0,470‡
Tectrices au quatorzième jour							0,077

* Coefficients de corrélation partielle : poids au quatorzième jour par rapport à la date d'éclosion, en tenant compte du poids au deuxième jour : r (partielle) = -0,272 (P = 0,05) ;
longueur des tectrices au quatorzième jour par rapport à la date d'éclosion, en tenant compte du poids au deuxième jour ; r (partielle) = -0,518‡;
Âge à l'envol par rapport au poids au quatorzième jour, en tenant compte de la date d'éclosion : r (partielle) = - 0,077.

† $P < 0,05$.

‡ $P < 0,01$.

Tableau 59

Matrice de corrélation pour les paramètres de croissance des oisillons (indiqués au tableau 57) dans les secteurs d'étude en E, en 1977 (N = 34)

		Poids moyen				Longueur moyenne des tectrices	
Paramètre	Âge à l'envol	Deuxième jour	Quatorzième jour	Maximal	Envol	Quatorzième jour	Envol
Date d'éclosion	-0,462†	0,054	0,053	-0,058	0,003	0,050	-0,288*
Âge à l'envol		-0,074	-0,150	0,143	0,176	0,021	0,791†
Poids au deuxième jour			0,279*	0,287*	0,210	0,346	0,176
Poids au quatorzième jour				0,732†	0,603†	0,662†	0,214
Poids maximal					0,950†	0,544†	0,454†
Poids à l'envol						0,411†	0,416†
Tectrices au quatorzième jour							0,479†

* $P < 0,05$.

† $P < 0,01$.

mais que les autres prévisions sont exactes. De plus, toutes les données montrent des corrélations positives entre le poids au quatorzième jour et le poids maximal atteint d'une part, et le poids au moment de l'envol d'autre part, ce qui indique que les oisillons qui atteignent un poids élevé dès les premiers jours de leur existence maintiennent leur avance tandis que les oisillons à croissance lente ne se rattrapent jamais. La corrélation systématiquement positive entre la longueur des tectrices et le poids au quatorzième jour indique que les oisillons à croissance rapide s'emplument plus rapidement que les oisillons à croissance lente. Il ne semble pas y avoir de compensation entre la croissance des plumes et l'augmentation de poids.

L'augmentation de poids pendant les deux jours qui précèdent l'envol était plus faible que celle des oisillons du même âge qui ont pris leur envol plus tard (tableau 61). Les différences observées ne sont pas importantes par rapport aux catégories d'âge individuelles, mais le fait que la comparaison des

oisillons pesés une dernière fois à l'âge de 21 jours devient significative (P=0,07) et que les résultats sont constants, indique que la tendance est probablement réelle.

Tableau 60
Sommaire des corrélations pour les différents paramètres de croissance des oisillons dans les secteurs d'étude S et E, par rapport aux prévisions pour chaque année. Les coefficients entre parenthèses correspondent aux coefficients de corrélation partielle indiqués au tableau 58

Paramètres	Corrélations prévues	Secteur S 1975 (N = 19)	Secteur S 1976 (N = 28)	Secteur S 1977 (N = 37)	Secteur S 1977 (N = 34)
(1) Poids au deuxième jour par rapport au poids au quatorzième jour	+	+0,267	+0,170	+0,277*	+0,279*
par rapport à la longueur des tectrices au quatorzième jour	+	0,000	+0,511*	+0,693†	+0,346†
(2) Poids au deuxième jour par rapport à la date d'éclosion	-	-0,162	+0,073	+0,357*	+0,054
(3) Date d'éclosion par rapport au poids au quatorzième jour	-	-0,330	+0,032	(-0,272)*	+0,053
par rapport à la longueur des tectrices au quatorzième jour	-	-0,586*	+0,157	(-0,518)†	+0,050
(4) Date d'éclosion par rapport à l'âge à l'envol	-	-0,216	-0,183	-0,377*	-0,462†
(5) Âge à l'envol par rapport au poids au quatorzième jour	-	-0,341	-0,492*	(-0,077)	-0,150
par rapport à la longueur des tectrices au quatorzième jour	-	0,407	-0,449*	-0,415†	+0,021

* $P < 0,05$.
† $P < 0,01$.

Tableau 61
Comparaison entre la variation de poids des oisillons au cours des deux journées qui précèdent leur envol et celle des oisillons du même âge qui s'envolent plus tard, dans les secteurs d'étude G et S combinés pour 1977 (les valeurs de z ont été obtenues en calculant la valeur de U pour le test Mann-Whitney ; seules les mesures directes sont comprises)

Âge	Oisillons envolés		Oisillons non envolés			
(jours)	Variation moyenne de poids (g)	N	Variation moyenne de poids (g)	N	z	P
17	3,00	5	9,55	9	0,77	0,23
18	3,62	13	7,11	19	0,63	0,26
19	9,75	4	9,67	9	0,1	0,5
20	-0,30	23	1,00	7	0,66	0,25
21	-7,20	5	1,08	12	1,48	0,07

3.5. Effets des conditions climatiques

La vitesse des vents et l'état de la mer ont une influence sur l'alimentation des oiseaux aquatiques qui se nourrissent de poissons et, par conséquent, sur le rythme d'approvisionnement de leurs oisillons (Dunn, 1973 ; Birkhead, 1976 ; Lloyd, 1976). Toutefois, nous n'avons pas pu assimiler la croissance des oisillons à l'état de la mer, au cours de l'étude, puisque la plupart des marmettes se nourrissaient dans les eaux libres, à plus de 30 km de la colonie de l'Île Prince-Léopold (Nettleship et Gaston, 1978), où l'état de la mer diffère probablement de celui observé à proximité de l'île. Les

conditions météorologiques observées à la colonie, cependant, étaient sans doute semblables à celles qui prévalaient dans une grande partie de l'aire d'alimentation des oiseaux de l'île Prince-Léopold, et nous avons donc tenté d'analyser leur influence sur le développement des jeunes.

Ainsi, nous avons calculé la variation de poids médiane pour chaque classe d'âge de deux jours, et la proportion d'oisillons dont l'accroissement de poids médian était supérieur à cette valeur, pour chaque période de deux jours. En 1977, aucune corrélation n'a été établie entre les oisillons pesés en E et en S (r_s = 0,02, N = 16, P >0,5) qui avaient dépassé la médiane d'augmentation de poids, ni entre la croissance des jeunes et la vitesse des vents, la pression barométrique ou la visibilité. Toutefois, le 19 août 1977, lorsque la vitesse des vents était supérieure à 50 km/h, les oisillons des deux secteurs ont connu leur plus faible croissance, 27 % seulement des oisillons en S et 17 % en E ayant un accroissement de poids médian supérieur à leur classe d'âge. De plus, le rythme d'alimentation était beaucoup plus faible à cette date que pendant le reste de la saison (voir la section 4.2 du présent chapitre).

Aucune corrélation n'a été établie, en 1976, entre la vitesse des vents et la croissance des jeunes, mais la comparaison entre les jours où les vents atteignaient au moins 48 km/h et ceux où les vents étaient plus faibles révèle un accroissement de poids beaucoup plus faible les jours de grand vent (Mann-Whitney U = 14, z = 2,49, P <0,01). Tuck et Squires (1955) indiquent qu'en 1954, à l'île Akpatok, les oiseaux n'ont rapporté aucune nourriture dans la colonie pendant une journée de grand vent, au cours de la période d'élevage. Lorsque les conditions météorologiques sont normales, celles-ci semblent donc avoir très peu d'effet sur le développement des jeunes, mais un ralentissement du taux de croissance peut se produire au cours des périodes où les vents sont exceptionnellement forts.

3.6. Analyse

De l'éclosion jusqu'au moment de l'envol, l'oisillon se développe dans des conditions plus ou moins identiques ; il est couvé presque continuellement au même endroit et sans compétition dans la couvée. Par conséquent, l'étude du développement des jeunes met en évidence l'interaction entre le processus évolutif intrinsèque et le rythme d'alimentation des oisillons. La grosseur de l'oeuf est liée à son tour au rapport entre les facteurs intrinsèques et environnementaux qui agissent sur la femelle avant la ponte. La qualité du mâle entrerait aussi en ligne de compte car celui-ci peut influencer le choix de l'aire de reproduction, laquelle pourrait déterminer la grosseur de l'oeuf et la date de ponte, selon les microclimats (Chapitre III, section 4.3).

L'âge et l'expérience des parents en matière de reproduction sont étroitement reliés à la réussite générale chez plusieurs espèces d'oiseaux de mer (Mouette tridactyle, Coulson et White, 1958 et 1961 ; Fou de Bassan, Nelson, 1966 ; Puffin des Anglais, Brooke, 1978) et semblent être des facteurs déterminants des qualités parentales. Les couples restent souvent ensemble pendant plusieurs années successives, de telle sorte que les reproducteurs expérimentés ont des partenaires aussi expérimentés. En outre, si le choix d'un partenaire implique une certaine compétition, le couple doit être bien assorti du point de vue de la qualité, même chez les oiseaux du même âge, et une telle compétition est sans doute forte chez les espèces où le partenaire reste le même d'une année à l'autre (Zahavi, 1975). Il ressort donc que la qualité du mâle est très étroitement reliée à celle de la femelle.

Les conditions environnementales qui existent avant la ponte et la qualité de la femelle, notamment sa capacité à trouver de la nourriture, déterminent la grosseur de l'oeuf et la date de la ponte, lesquelles agissent

à leur tour sur le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices par rapport à son âge, puis sur son état au moment de l'envol, état duquel dépend éventuellement sa survie immédiate. La capacité d'approvisionnement des parents joue également un rôle important dans l'état de l'oisillon à l'envol (Harris, 1978). La figure 85 illustre les rapports entre les facteurs intrinsèques et extrinsèques qui déterminent la croissance de l'oisillon et la durée de la période d'emplumement.

En 1975 et 1977, dans le secteur S, les jeunes qui ont éclos au début de la saison étaient plus lourds et avaient des tectrices plus longues, au quatorzième jour, que les oisillons éclos plus tard, l'effet étant plus prononcé pour les tectrices. Rien n'indique, d'après les rythmes d'alimentation observés, que les premiers aient reçu une quantité plus grande de nourriture, mais Nettleship (1972) et Hudson (1979) ont noté que, chez les Macareux moines, la quantité de nourriture absorbée par les oisillons n'avait aucune influence sur la vitesse de croissance des rémiges. Harris (1965) en est arrivé aux même conclusions en observant le Puffin des Anglais. Comme la nourriture a été très abondante en 1977, il semble probable que la majeure partie des oisillons ont pu maintenir un rythme de croissance maximal et les différences observées seraient probablement dues aux vitesses de croissance intrinsèques de chaque oisillon. Les rapports avec la date de ponte ne sont pas encore évidents, mais selon MacRoberts et MacRoberts (1972), la durée des périodes d'incubation a diminué chez les Goélands argentés (*Larus argentatus*) et les Goélands bruns (*Larus fuscus*) à mesure que la saison avançait. Si ce phénomène s'est produit chez les Marmettes de Brünnich, cela signifierait que les oisillons précoces peuvent éclore à un stade plus avancé de leur développement que les oisillons dont l'éclosion est tardive. L'effet du poids initial sur le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices au quatorzième jour s'explique plus facilement si l'on admet que l'accroissement de poids est proportionnel au poids initial.

Les tectrices continuent de croître pendant la période d'élevage tandis que le poids se stabilise généralement. Les premiers oisillons éclos, qui restent habituellement plus longtemps sur les corniches que les derniers nés, ont une charge alaire moindre au moment de leur premier vol, bien qu'ils aient atteint un poids maximal plus élevé. Le taux de mortalité au moment de l'envol est élevé, les oisillons heurtant les corniches en contrebas, du moins sur certains secteurs (Chapitre III, section 3.2), ce qui laisse supposer que le choix de la charge alaire optimale est critique à ce moment et pose une contrainte à l'augmentation de poids des derniers oisillons éclos.

Une similarité entre les taux de croissance est apparue chez les jeunes de huit jours et moins, au cours des trois années, ce qui semble indiquer que jusqu'à cet âge, les adultes peuvent rapporter suffisamment de nourriture pour permettre aux oisillons de se développer le plus rapidement possible. Le point d'inflexion observé sur la courbe de croissance, pendant les trois ans, chez les jeunes âgés de sept à neuf jours coïncide avec le début de la thermorégulation qui survient entre le sixième et le huitième jour (Rol'nik, 1948 ; Johnson et West, 1975) et indique probablement une augmentation du métabolisme à cet âge. Une variabilité accrue a également été observée à ce stade du développement chez l'Alque de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*) (Manuwal, 1972) et le Guillemot du Pacifique (*Cepphus columba*) (Drent, 1965).

L'écart de la courbe de gain maximal de poids chez les oisillons âgés de plus de dix jours indique sans doute les différences entre la capacité potentielle des jeunes et la capacité d'approvisionnement des parents. Les oisillons éclos au début de la saison, en 1977, ont continué à se développer presque au même rythme qu'au début jusqu'au quatorzième jour, ce qui laisse supposer que les conditions qui prévalaient leur avaient permis de maintenir

leur rythme de croissance maximale quatre ou cinq jours de plus qu'habituellement. Toutefois, l'aplatissement des courbes de croissance pour les jeunes pesés en 1975 indique que l'approvisionnement n'a pas dépassé la limite nécessaire pour répondre aux besoins métaboliques des oisillons après leur seizième jour d'existence environ. Cela confirme l'hypothèse de Greenwood (1964), Sealy (1973a) et Birkhead (1977*b*) selon laquelle l'envol semi-précoce des jeunes marmettes est nécessaire, leurs parents ne pouvant les approvisionner assez vite pour leur permettre d'atteindre leur plein développement sur l'aire de reproduction même.

Bien que le rythme d'approvisionnement demeure le même, le taux d'accroissement du poids diminue pendant les deux journées précédant l'envol, résultat probable d'une activité physique accrue des jeunes [p. ex., battement d'ailes (Sealy, 1973)] ou d'une diminution de la teneur en eau des tissus des oisillons due au processus d'évolution (Ricklefs, 1968), puisque le rythme d'approvisionnement reste pareil. Les pertes de poids notées par certains chercheurs chez les jeunes marmettes, juste avant l'envol (Johnson, 1944 ; Tuck, 1961 ; Johnson et West, 1975), ne semble pas être un trait caractéristique du développement des Marmettes de Brünnich à l'Île Prince-Léopold, mais peut être due au manque de nourriture au cours de certaines années. Pour les premiers oisillons éclos en 1975, les courbes de poids se sont aplaties complètement après le quinzième jour, et certaines ont décliné.

Il semble que l'âge de l'oisillon à l'envol soit déterminé par plusieurs facteurs contradictoires. Les risques de prédation sur l'aire de reproduction, la chute de roches et la difficulté toujours grandissante pour les parents de rapporter de la nourriture en quantité suffisante pour assurer la croissance de l'oisillon sont autant de facteurs qui abrègent la durée de l'élevage des jeunes. Par ailleurs, les nécessités du long vol plané jusqu'à la mer et de la thermorégulation après l'envol poussent les oisillons à prolonger leur séjour sur la falaise pour que leur plumage atteigne un développement maximal. Les jeunes ne peuvent consacrer toutes leurs énergies à leur croissance et doivent emmagasiner assez d'énergie pour traverser la période de transition vers la vie indépendante. L'importance de ces réserves doit évidemment être proportionnelle au besoin d'optimaliser le rapport entre le poids et la charge alaire à l'envol.

Bien qu'il soit de la plus haute importance, pour l'oisillon, d'être dans une très grande forme physique à l'envol, les observations faites sur le moment de l'envol et les conditions météorologiques (Chapitre III, section 2.4) laissent supposer qu'après un certain stade de développement, la condition physique de l'oisillon est étroitement liée aux facteurs environnementaux qui déterminent le moment de l'envol. Cela peut expliquer les faibles corrélations entre le poids de l'oisillon et la longueur des tectrices au quatorzième jour et l'âge d'envol, bien que les perturbations causées par la prise de ces mesures puissent avoir incité certains jeunes à quitter la falaise prématurément.

L'âge d'envol était aussi influencé par un autre facteur qui n'était pas relié à la condition physique de l'oisillon : il s'agit de la période d'envol du reste de la colonie. La corrélation inverse entre la date d'éclosion et l'âge d'envol signifie que l'envol était beaucoup plus synchronisé que la ponte, sans doute pour réduire au minimum les risques de prédation par les goélands, grâce à l'effet de masse produit par un grand nombre d'oisillons quittant simultanément la falaise (Kruuk, 1964 ; Williams, 1975). Cette situation signifie que les oisillons précoces ont retardé leur départ alors que ceux qui ont éclos plus tard en ont devancé la date. Un tel mécanisme peut être relié à une certaine stimulation sociale engendrée par le départ massif d'un grand nombre d'oisillons et par les cris qui l'accompagnent.

Le poids des jeunes à l'envol est relié à leur survie chez plusieurs espèces d'oiseaux [Mésange charbonnière, Perrins, 1965 ; Moineau domestique (*Passer domesticus*), Dawson, 1972 ; Puffin des Anglais, Perrins *et al.*, 1973 ; *Sula capensis*, Jarvis, 1974]. Même si la survie des jeunes marmettes quelques semaines après l'envol est peu documentée, la quantité d'énergie emmagasinée doit être cruciale pendant cette période, notamment si les conditions météorologiques réduisent la capacité d'alimentation. Birkhead et Hudson (1977) ont observé que chez les Marmettes communes, c'était juste après l'envol que le taux de récupération des oiseaux bagués était le plus élevé pendant la première année. L'écart entre le poids moyen à l'envol, d'une année à l'autre, peut donc faire toute la différence dans la proportion des oiseaux qui survivent jusqu'à leur maturité.

La très grande variabilité du taux de croissance, mesurée par les variations de poids, résulte très certainement des différences observées dans la disponibilité et la répartition prévue de la nourriture au cours des trois années de l'étude. La variabilité du taux de croissance selon les années et entre les différentes colonies semble caractériser les espèces grégaires (Uspenski, 1965 ; Kartaschew, 1960 ; Nettleship, 1972 ; Johnson et West, 1975 ; Lloyd, 1976 ; Ashcroft, 1976 ; Harris et Hislop, 1978). Le poids moyen à l'envol des jeunes Marmettes de Brünnich, mesuré par différents chercheurs, varie de 125 g (Uspenski, 1956) à 260 g (Kaftanovskii, 1951), soit un écart de plus de 100 % par rapport au poids minimal.

4. Rythme d'alimentation et croissance de l'oisillon

4.1. Méthodes

Le rythme d'approvisionnement de l'oisillon par les parents a été utilisé précédemment pour :

1) estimer la quantité de nourriture absorbée par l'oisillon (Tuck et Squires, 1955)
2) évaluer les variations du rythme d'approvisionnement par rapport aux conditions météorologiques (Birkhead, 1976*b*), et
3) évaluer le rayon d'approvisionnement des parents des oisillons (Pearson, 1968).

Au cours des trois années de l'étude, des observations ont été faites régulièrement pour déterminer le rythme auquel les jeunes Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold étaient alimentées.

En 1975 et 1976, nous avons observé le secteur S1 tous les cinq jours pendant la période d'élevage pour déterminer les rythmes d'alimentation. D'une durée de 24 heures, en 1975, ces observations ont été faites toutes les deux heures jusqu'au 8 août, puis de façon continue par la suite. Comme aucun rythme circadien n'a été observé dans la fréquence des approvisionnements, en 1975, les observations ont été réduites à 12 heures en 1976, de 8 h à 20 h, bien que des observations de 24 heures aient été faites le 31 juillet et le 21 août. En 1977, la fréquence des observations a été portée à trois jours et leur durée a été réduite à 4 h, de 14 h à 18 h ; la fréquence a été accrue de façon à évaluer l'incidence des conditions météorologiques sur le rythme d'alimentation. Des observations ont été assurées simultanément, en S1 et en U, afin de recueillir des données sur les variations internes de la colonie. En plus des relevés météorologiques habituels effectués au campement, la vitesse des vents et la visibilité ont été estimées au site même toutes les deux heures pendant ces observations. Nous avons aussi tenté de comparer le rythme de croissance consigné en S avec le rythme d'alimentation observé en S1, à 20 m de distance.

Les parents rapportent généralement une seule proie à chaque visite, habituellement un poisson entier, et parfois deux. La taille de la proie a été mesurée par différentes méthodes. Pendant les trois années de l'étude, les observateurs ont estimé la longueur des proies par rapport à la longueur du bec des oiseaux adultes. Une comparaison des mesures estimatives et de la longueur des proies prélevées auprès des oisillons indique que les observateurs ont généralement sous-estimé les longueurs d'environ 20 %. Des aliments ont été recueillis sur des oiseaux tués au cours de leur vol de retour vers la colonie, et d'autres sur les falaises de reproduction, au cours du mesurage des oisillons. Les oiseaux ne pouvaient être abattus en plein vol que lorsque la force des vents contraires obligeait les marmettes à voler à basse altitude, et ces conditions ne se sont présentées que quelques jours pendant chaque saison.

Tous les trois jours, en 1977, vingt oisillons ont été munis d'un collier fabriqué à l'aide de cure-pipe pour les empêcher d'avaler les aliments. Les colliers ont été laissés sur les oisillons pendant quatre heures, et dans 60 % des cas, des aliments ont été retrouvés dans l'oesophage des oisillons à la fin de la période. Quelques poissons ont également été découverts sur les corniches, sans doute parce que les jeunes ne pouvaient pas les avaler. La proportion d'oisillons ayant de la nourriture dans l'oesophage correspondait à peu de chose près à celle estimée d'après les rythmes d'alimentation observés, bien que la possibilité d'absorption de quelques menus aliments, en dépit du collier, ne doive pas être écartée.

Les spécimens de nourriture ont été identifiés provisoirement sur le terrain puis déterminés par la suite. Les poissons ont été mesurés de la pointe du rostre à la fourche de la nageoire caudale, et lorsqu'ils étaient entiers et frais, ont été pesés puis conservés. Lorsque les poissons étaient endommagés et ne pouvaient être mesurés dans leur totalité, les otolithes étaient enlevés et mesurés. Si la tête manquait, la distance entre la base et le bout de la queue était consignée. Cette mesure était particulièrement utile dans le cas des poissons dont la tête avait été partiellement digérée avant d'être retirés de l'oesophage des jeunes munis de colliers. Chez la morue de l'Arctique (*Boreogadus saida*), l'élément nourricier le plus abondant, la longueur moyenne des otolithes a été utilisée pour évaluer la longueur du corps, d'après la formule de Bradstreet (1977), et la longueur de la queue a été mesurée à la même fin, en employant une formule dérivée dans la présente étude.

4.2. Rythme d'alimentation

En 1975 et 1976, le rythme d'alimentation est passé d'une moyenne d'environ 3,5 repas par jour, à la fin de juillet, à six ou huit repas à la fin d'août (figure 86). Toutefois, en 1977, une corrélation négative a été établie entre la date et le rythme d'alimentation, bien que cette tendance se soit inversée à la fin d'août. Une analyse des rythmes d'alimentation par rapport aux conditions météorologiques (vitesse des vents, couverture nuageuse, visibilité et pression barométrique) pour 1977, n'indique aucune relation statistiquement significative, bien que le rythme le plus faible ait été observé le 19 août, lorsque les vents atteignaient la plus grande vitesse (>56 km/h).

Les rythmes d'alimentation observés simultanément, en S1 et en U, en 1977, ne diffèrent pas beaucoup. Dans les deux secteurs, la corrélation entre la date et le rythme d'alimentation est négative, mais il n'y a aucune corrélation significative entre les rythmes observés aux deux endroits (figure 87). Les jours où l'écart entre les deux secteurs était prononcé, la variabilité entre les sites en S1 était également élevée.

Le nombre total de repas pris par chaque oisillon pendant les cinq premières observations de quatre heures après l'éclosion a été calculé pour comparer les rythmes d'alimentation cumulés au cours de toute la période d'élevage de 1977 (tableau 62). Ce tableau tient compte de toutes les observations faites avant le seizième jour suivant l'éclosion. L'écart entre les rythmes d'alimentation moyens calculés par cette méthode pendant les 16 premiers jours, en S1 et en U, est faible, mais leur répartition est différente, étant significativement bimodale en S1 (figure 88). En U, la distribution du nombre de repas pendant les 16 premiers jours se rapproche d'une distribution de Poisson, comme celle du nombre de repas de chaque oisillon consigné durant chaque observation. Toutefois, le coefficient de dispersion (variance/moyenne) était presque toujours inférieur à l'unité, ce qui laisse supposer que les visites au site étaient légèrement plus régulières que les intervalles aléatoires prévus dans le modèle de Poisson. Une distribution bimodale du nombre de repas absorbés par les oisillons âgés de moins de 16 jours (trois observations) a été observée en S1 en 1975, l'effet étant plus grand chez les jeunes éclos en juillet que chez ceux éclos plus tard.

Tableau 62
Répartition du nombre de repas reçus par les oisillons au cours des cinq premières observations de quatre heures après l'éclosion, en 1977. La distribution de Poisson et la distribution normale ont également été calculées pour les mêmes moyennes*

Secteur d'étude	$\bar{x}$	Nb. de repas/oisillon 0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Secteur S1	3,76	3	6	14	33	12	27	11	5	0	0
Poisson		2,6	9,8	18,34	22,9	21,5	16,2	10,1	5,4	2,6	1,6
Normale		3,9	7,8	19,8	26,5	23,4	15,4	7,0	2,2	1,0	0
Secteur U	3,94	0	1	6	10	8	5	2	1	1	1
Poisson		0,8	3,1	5,8	7,2	6,8	5,1	3,2	1,7	0,8	0,3
Normale		0,7	2,0	4,3	6,8	7,8	6,5	4,0	1,8	1,1	0

* Distributions comparées :
S1 : Distribution observée par rapport à la distribution de Poisson, $chi^2 = 20,08$, df 6, $P > 0,01$.
Distribution observée par rapport à la distribution normale, $chi^2 = 21,17$, df 6, $P > 0,01$
(les catégories 0-1 et 7 et plus ont été combinées afin d'augmenter les fréquences prévues).
U : Distribution observée par rapport à la distribution de Poisson, $Chi^2 = 4,60$, df 6, $0,70 > P > 0,50$.
Moyennes comparées, $t = 0,716$, $N = 146$, $0,5 > P > 0,4$.

L'emplacement des jeunes ayant eu un rythme d'alimentation supérieur au rythme médian, en S1, pendant les 16 premiers jours, en 1975 et 1977, est indiqué à la figure 89. Le secteur est divisé en trois zones, selon les caractéristiques physiques suivantes : A, escarpée, orientée vers le nord ; B, en pente, orientée vers l'est ; et C, en pente douce, orientée vers le nord. Presque tous les sites en A et en B se trouvaient sur des corniches plates, étroites ou larges, tandis qu'en C, ils se trouvaient généralement sur des plates-formes inclinées vers la mer (Chapitre III, section 4). La proportion d'oisillons ayant un rythme d'alimentation supérieur au rythme médian était plus grande en A qu'en B ou C, en 1975 et 1977. En 1976, elle était plus

grande en A le 31 juillet, mais la situation s'est inversée le 21 août (tableau 63). Une plus grande proportion de sites en C ont connu un rendement reproductif plus faible [plates-formes, pente négative, absence de voisins (Chapitre III, section 4)] que dans les deux autres zones. Les faibles rythmes d'alimentation observés dans le secteur C ont été associés au pourcentage élevé de jeunes oiseaux inexpérimentés, ou à la faible qualité de chaque individu. Comme des différences importantes peuvent se produire dans les rythmes d'alimentation entre les zones adjacentes de la colonie, la prudence s'impose dans l'interprétation de ces observations, notamment pour la comparaison des données d'une année à l'autre ou entre colonies.

Tableau 63
Proportion de jeunes dont le rythme d'alimentation est supérieur au rythme médian dans les trois zones du secteur S1

Observations	Rythme d'alimentation médian	% des zones du secteur S1*			Chi^2	P
		A	B	C		
1975 (les trois premières observations de 12 heures)	6	54(56)	27(22)	42(36)	4,55	0,05-0,1
1976 (31 juillet)	3	54(39)	36(11)	17(6)		
1976 (21 août)	2	33(27)	25(12)	55(29)	19,3	<0,001†
1977 (les cinq premières observations de 4 heures)	5	47(55)	37(24)	24(34)	4,78	0,05-0,1
1975 et 1977 (périodes précédentes combinées)‡		69(65)	40(30)	38(47)	12,82	<0,01

* Les valeurs entre parenthèses indiquent la taille des échantillons.
† Les proportions observées le 21 août ont été comparées aux fréquences prévues d'après les résultats obtenus le 31 juillet.
‡ Les proportions d'emplacements où le rythme d'alimentation des oisillons était supérieur au rythme médian au moins pendant une année, en pourcentage des sites occupés au moins une fois.

Aucune corrélation significative n'a été établie en S1, en 1977, entre le nombre de repas reçus par les oisillons au cours des 16 premiers jours, la date d'éclosion et leur âge à l'envol. En U, une faible corrélation positive significative a été observée entre le nombre de repas et la durée de la période d'élevage, et elle provient sans doute des intercorrélations entre la date d'éclosion et l'âge à l'envol et entre la date et le rythme d'alimentation.

Il n'y a eu aucune variation importante du rythme d'alimentation en fonction de l'âge des oisillons (figure 90). En 1975, la fréquence des approvisionnements s'est accrue avec l'âge, notamment pour les derniers oisillons éclos (figure 91). L'effet reste apparent lorsque les résultats des observations sont portés séparément sur le graphique (figure 92), ce qui tend à prouver que l'âge et la date d'éclosion ont eu des effets complémentaires en 1975. En 1976, aucune corrélation positive n'a été établie entre l'âge et le rythme d'alimentation (figure 93) ; par contre, pendant une observation de six heures, le 5 août, et une observation de 24 heures, le 21 août, des corrélations négatives significatives ont été établies pour les jeunes de moins de 21 jours. Le 5 août, les approvisionnements étaient deux fois plus nombreux pour les oisillons éclos au cours des cinq derniers jours que pour les oisillons plus âgés. En 1977, aucune corrélation significative n'a été établie entre l'âge des oisillons et le rythme d'alimentation, mais une légère diminution globale du rythme d'alimentation en fonction de l'âge des oisillons a été observée, en raison d'une corrélation négative entre le rythme d'alimentation et la date (annexe 23).

Les rythmes d'alimentation, pendant les vingt-quatre premières heures, ont été plus faibles en 1977, en S1 et en U, que pendant les deuxième et troisième journées, probablement parce qu'un bon nombre d'oiseaux n'ont

commencé à nourrir leur jeune qu'après l'éclosion complète. Néanmoins, 59 % des oisillons ont été nourris pendant les observations de quatre heures faites au cours des 24 heures suivant l'éclosion (N = 49). Aucune baisse du rythme d'alimentation n'a été notée juste avant l'envol. La comparaison des rythmes d'alimentation observés le 21 août 1977 pour les oisillons qui se sont envolés dans les 48 heures suivantes et ceux des jeunes de plus de 16 jours qui ne se sont pas envolés au cours de la même période, montre que le rythme d'alimentation a été légèrement plus élevé dans le premier cas, la différence étant toutefois négligeable (tableau 64). Toutefois, en 1976 et 1977, les rythmes d'alimentation des plus âgés des oisillons (>23 jours) étaient faibles en moyenne. Aucune corrélation significative n'a été établie entre les rythmes d'alimentation observés et les rythmes de croissance des oisillons, bien que les rythmes de moindre croissance, en 1977, observés les 18 et 19 août, aient correspondu aux rythmes d'alimentation les plus faibles observés le 19 août (figure 87).

Tableau 64
Comparaison des rythmes d'alimentation observés le 21 août 1977 pour les oisillons qui se sont envolés dans les 48 heures suivantes et les oisillons âgés de plus de 16 jours qui se sont envolés plus tard

État de l'oisillon	Nb. d'oisillons	Nb. de repas reçus 0	1	2	3	Nb. moyen de repas
Oisillons envolés dans les 48 heures	33	12	15	5	1	0,85
Oisillons non envolés	17	6	10	1	0	0,71

4.3. Rythme d'alimentation et aires d'approvisionnement

Les intervalles entre les repas de chaque oisillon, relevés pendant des observations de 24 heures le 31 juillet et le 21 août 1977, sont indiqués à la figure 94. Leur distribution est nettement différente de la distribution de Poisson pour les mêmes moyennes. Cela tient sans doute au fait que les oiseaux consacrent une bonne partie de leur temps à chercher la nourriture pour subvenir à leurs propres besoins et tendent à concentrer successivement leurs efforts soit à leur propre alimentation, soit à celle de leurs oisillons. Il n'y a eu aucune différence notoire quant au nombre d'heures entre les repas apportés par des oiseaux qui remplacent leur partenaire à la couvaison et ceux qui ne le font pas (figure 94).

L'intervalle entre les repas a été établi en fonction de la distance d'approvisionnement réelle, au début d'août 1976. D'après un levé aérien effectué le 2 août, la distance moyenne entre l'aire d'approvisionnement et la colonie de marmettes de l'Île Prince-Léopold était d'environ 56 km, la distance maximale étant de 112 km. En supposant une vitesse de vol moyenne de 70 km/h et un rythme d'alimentation égal à celui observé deux jours plus tôt, le nombre d'heures consacrées à l'approvisionnement s'élèverait au maximum à 17,4 heures (tableau 65). Les adultes mettent probablement moins de temps à trouver leur propre nourriture qu'à choisir celle de leurs oisillons (sinon, il n'y aurait aucune raison pour que leur régime alimentaire soit différent de celui des jeunes) ; toutefois, même s'ils prennent deux fois moins de temps à trouver leur propre nourriture qu'à attraper des poissons pour leurs petits (en unités équivalentes, c'est-à-dire en g/h), le temps consacré à leur propre alimentation représente 83 % du temps total consacré à l'approvisionnement. Selon cette hypothèse, les adultes auraient mis 0,78 h pour attraper un poisson pour leur petit, le 31 juillet 1976, et la durée totale du voyage, sans tenir compte de leur propre approvisionnement, aurait été de 2,3 heures. Selon ces

Tableau 65
Estimation du nombre d'heures consacrées par les marmettes à s'alimenter et à nourrir les oisillons, à la fin de juillet et au début d'août 1976*

Hypothèses :

1) Rythme d'alimentation = 4,3 repas/oisillon/24 heures (tel qu'observé le 31 juillet).
2) Distance moyenne entre la colonie et l'aire d'alimentation = 56 km (tel qu'observé le 2 août).
3) Vitesse moyenne de vol = 70 km/h (Portaz, 1928 ; Vaughan, 1937 ; Kaftanovskii, 1938 ; Maurice, 1958).
4) Besoins alimentaires d'un adulte (poids en poisson frais) = 28 % du poids du corps/24 heures (Sanford et Harris, 1967).
5) Poids moyen d'un adulte = 900 g.
6) Poids moyen des repas reçus par les oisillons = 12,5 g (voir la section 4.4 du présent chapitre).
7) Les adultes mettent deux fois moins de temps à s'alimenter qu'à nourrir leurs oisillons (poids frais/temps).

Estimations

Besoins alimentaires d'un adulte :	900 x 0,28 x 2	= 504 g/jour
Nourriture reçue par les oisillons :	4,23 x 12,5	= 52,9 g/jour
Durée du vol pour trouver de la nourriture :	$\frac{56 \times 2}{70}$	= 1,60 h
Proportion du temps consacré à l'approvisionnement des oisillons :	$\frac{52,9}{(504) + 52,9} \times 100$	= 9,5 %
Durée totale de vol :	1,60 x 4,23	= 6,77 h
Temps maximal consacré à l'alimentation :	24 - 6,77	= 17,23 h
Temps consacré à l'approvisionnement des oisillons :	17,23 x 0,095	= 1,64 h
Durée totale d'un vol consacré exclusivement à l'alimentation des oisillons :	1,56 (1,64/4,23)	= 2,26 h

* Le temps consacré par les adultes à des activités autres que l'alimentation et les vols à cet effet n'a pas été estimé, mais cela ne modifie pas le rapport entre le temps consacré par les adultes à l'approvisionnement des oisillons et celui consacré à leur propre alimentation. Les durées estimatives des fonctions alimentaires correspondent donc à des durées maximales.

calculs, seuls les voyages de moins de quatre heures auraient été consacrés exclusivement à l'approvisionnement des oisillons, les voyages plus longs comprenant vraisemblablement la recherche de nourriture pour l'alimentation de l'adulte. Le nombre d'heures passées par les adultes à subvenir à leurs propres besoins laisse supposer que le rythme d'alimentation des oisillons n'est pas nécessairement relié à des changements dans la quantité de poisson disponible, mais plutôt à la disponibilité des proies qui composent le régime alimentaire des adultes.

4.4. Régime alimentaire de l'oisillon

Au total, 181 spécimens d'aliments apportés aux oisillons ont été analysés au cours de l'étude de trois ans : 28 en 1975 (6 prélevés sur des adultes tués pendant leur vol de retour, 22 sur des corniches abritant des oisillons), 16 en 1976 (tous prélevés sur des corniches) et 137 en 1977 (5 prélevés sur des adultes tués en vol, 52 sur des oisillons munis d'un collier, 80 sur les corniches). La nourriture se composait presque essentiellement de poisson, notamment de morue arctique *Boreogadus saida* (tableau 66), qui comptait pour 82 %, 75 % et 78 % respectivement de la nourriture en 1975, 1976 et 1977. Tous les spécimens de gadidés n'étaient pas en assez bon état pour écarter la présence d'*Arctogadus* parmi eux (D.E. McAllister, communication personnelle), mais comme toutes les espèces identifiées positivement étaient du genre *Boreogadus*, il est fort probable que tous les spécimens de gadidés appartenaient à ce genre.

Tableau 66
Nombre d'aliments identifiés dans le régime alimentaire des jeunes Marmettes de Brünnich à l'Île Prince-Léopold, 1975-1977. Chaque aliment représente un repas

Espèces	Année de collecte 1975	1976	1977	Total
Boreogadus saida	23	12	104	139
Triglops nybelini	5	1	15	21
Triglops pingelii		1	10	11
Liparis koefoedi		1		1
Cyclopteris jordani		1		1
Gammarus wilkitzki			5	5
Total	28	16	134	178

En 1977, l'échantillon de poisson prélevé sur les jeunes munis d'un collier contenait un pourcentage plus élevé de *Boreogadus* que celui prélevé sur les corniches (tableau 67), ce qui laisse supposer une distorsion dans l'analyse du régime alimentaire d'après les spécimens recueillis sur les corniches. Les autres poissons étaient pour la plupart assez petits et étaient probablement destinés aux très jeunes oisillons ou à ceux qui perçaient leur coquille.

Tableau 67
Proportion de poissons autres que les *Boreogadus*, reçue par les oisillons, selon la méthode de collecte

Année	Méthode de collecte, % Sur les corniches abritant des oeufs ou des oisillons	Sur les adultes abattus pendant leur vol de retour vers la colonie	Sur les oisillons munis d'un collier
1975	29 (17)*	0 (6)	
1976	25 (16)		
1977†	27 (77)	0 (5)	9 (47)
Combinées	27 (110)	0 (11)	9 (47)

* Les chiffres entre parenthèses indiquent la taille des échantillons.
† La comparaison des échantillons provenant des corniches et des oisillons munis d'un collier en 1977 donne $chi^2 = 6,38, P < 0,01$.

La longueur des proies rapportées aux jeunes variait de 28 à 193 mm, celle des crustacés *Gammarus wilkitzki* étant la plus petite. La répartition des classes de taille a varié selon la méthode de collecte utilisée ; les spécimens prélevés sur les corniches étaient nettement plus petits, en moyenne, que ceux prélevés sur les oisillons portant un collier (figure 95). Comme pour la composition des espèces, cette distorsion est probablement due au pourcentage élevé, dans l'échantillon de poissons prélevés sur les corniches, de très jeunes oisillons ou d'oisillons en train de briser leur coquille. L'étude comparée des poissons recueillis sur les corniches indique que les espèces trouvées près des oeufs ou des jeunes âgés de moins de deux jours étaient beaucoup plus petites que celles trouvées à proximité des autres oisillons (tableau 68). Aucun collier n'a été attaché au cou des jeunes de moins de trois jours.

Tableau 68
Classes de taille des poissons reçus par les jeunes marmettes, selon l'âge des oisillons et la méthode de collecte

Longueur des poissons, mm	1977				1976		
	Échantillon recueilli sur des corniches avoisinant des						
	Oeufs	Oisillons âgés de <2 jours	Oisillons âgés de >2 jours	Oisillons envolés	Échantillon recueilli sur des adultes	Échantillon recueilli sur des oisillons munis de colliers	Échantillon recueilli sur des corniches
51-60	2	-	-	-	-	-	-
61-70	1	1	1	-	-	-	-
71-80	2	7	-	-	-	3	1
81-90	3	3	4	-	1	-	-
91-100	2	3	3	-	-	2	2
101-110	4	6	3	1	-	5	-
111-120	1	4	1	1	-	5	2
121-130	-	4	3	1	-	13	2
131-140	1	1	2	-	-	10	2
141-150	-	-	4	-	-	3	2
151-160	-	1	1	-	1	1	1
161-170	-	-	4	-	-	1	2
171-180	-	-	-	-	2	-	-
181-190	-	-	1	-	1	1	-
191-200	-	-	1	-	-	-	-
Total	16	30	28	3	5	44	14
Moyenne*	92,5 (A)	101,9 (B)	128,5 (C)	113,0 (D)	156,4 (E)	125,3 (F)	128,4 (G)
% des poissons autres que les *Boreogadus*	37,5	26,7	21,4	33,3	0	9,1	21,0

* En comparant les moyennes par le test *U* de Mann-Whitney :

A par rapport à B	$z = 1,35$	$P = 0,09$.
B par rapport à C	$z = 2,79$	$P = 0,003$.
A-B-C-D par rapport à F	$z = 2,94$	$P = 0,002$.
A-B-C-D par rapport à G	$z = 2,22$	$P = 0,011$.
C par rapport à F	$z = 1,95$	$P = 0,025$.

La taille de cinq poissons prélevés sur des adultes tués pendant leur vol de retour à la colonie était beaucoup plus grande que celle des poissons pris chez les oisillons porteurs d'un collier, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle les oiseaux atteints par des projectiles voleraient à basse altitude en raison de leur charge plus grande. Dans le calcul du poids total des poissons rapportés aux jeunes, le poids moyen des poissons prélevés chez les jeunes munis d'un collier a donc été jugé représentatif de la taille moyenne d'un repas et tous les autres échantillons ont été exclus.

Chez les jeunes munis d'un collier, aucune relation significative n'a été établie entre l'âge des oisillons et la grosseur des poissons rapportés au site. En outre, aucun rapport n'a été établi entre la taille des poissons et la date, malgré un sommet constaté dans la taille des proies vers le 17 août et une diminution vers la fin du mois (figure 96). Au cours des observations sur la fréquence d'alimentation des jeunes, nous avons pu constater de façon encore plus évidente que les poissons étaient plus petits vers la fin du mois d'août. Au cours des observations, seul un petit nombre de poissons a pu être mesuré au début de la saison, les observateurs ayant dû porter leur attention à d'autres activités. Toutefois, après que la plupart des oisillons eurent effectué leur premier vol, les observateurs ont pu estimer la taille de plus de 50 % des poissons rapportés au site, et en comparant les données recueillies pendant les observations des 24, 27 et 30 août, ils ont noté une diminution marquée de la taille des proies destinées aux oisillons (tableau 69). Le 31 août 1976, la proportion de petits poissons étant encore plus élevée, la fréquence d'alimentation des oisillons était plus grande (neuf repas en 12 heures) ; à

cette date, une corrélation inverse a été observée entre le rythme d'alimentation des oisillons et la taille des poissons rapportés au site (tableau 70), comme cela avait été prévu.

Tableau 69
Estimation de la longueur des poissons reçus par les oisillons pendant les observations de la fin août, en 1976 et 1977*

Date	Classes des longueurs estimées			N
	<76 mm	76-100 mm	>100 mm	
1977 :				
24 août	3	14	20	37
27 août	10	20	8	38
30 août	1	4	4	9
1976 :				
31 août	26	7	4	47

* En vérifiant les distributions pour 1977 et en combinant celles des 27 et 30 août pour accroître les fréquences prévues, $chi^2 = 8,16$ df 2, $P<0,02$.

Tableau 70
Estimation de la longueur des poissons reçus par les oisillons le 31 août 1976, par rapport au nombre de repas pendant une observation de douze heures*

Nb. de repas en 12 heures	Classes des longueurs estimées			
	<51 mm	51-75 mm	76-100 mm	>100 mm
1-2	3	1	3	5
3-4	1	1	1	6
5-6		4		2
>6	13	3	3	1
Total	17	9	7	14

* Corrélation des rangs des classes de longueur et du rythme d'alimentation, $r^S = 0,48$, $P<0,01$.

4.5. Estimation de la consommation totale de nourriture par les jeunes

La consommation totale de nourriture par les oisillons en 1977 a été estimée selon les hypothèses suivantes :

1) la taille des poissons rapportés aux oisillons dans les 24 heures suivant leur éclosion correspond à celle des poissons retrouvés près des oeufs,
2) la taille des poissons rapportés au nid durant la deuxième journée correspond à celle des poissons découverts à proximité des oisillons âgés de un et deux jours,
3) la taille des aliments consommés par les oisillons plus âgés correspond à celle de l'échantillon recueilli sur les jeunes munis d'un collier,
4) le rythme d'alimentation moyen ne varie pas à mesure que l'oisillon grandit et il correspond au rythme moyen observé entre le 3 et le 21 août, lorsque la plupart des oisillons sont présents, et
5) l'âge moyen des jeunes à l'envol est de 20 jours.

Le tableau 71 montre que les jeunes marmettes ont reçu en moyenne 1100 g environ de poisson (poids frais) pendant la période d'élevage. Leur poids a augmenté en moyenne de 158 g entre le moment de l'éclosion et l'envol, ce qui donne un taux de conversion de 14 %. Les mêmes calculs, appliqués à la consommation quotidienne de nourriture, donnent un taux de conversion de 22 %

pour les jours d'augmentation maximale de poids (du troisième au septième jour). En 1975 et 1976, les taux de conversion, calculés d'après le même volume de nourriture mais selon les rythmes d'alimentation observés au cours de ces deux années, ont été de 25 % et 24 % respectivement. Le fait que les taux de conversion aient été plus élevés les années où les rythmes d'alimentation étaient plus faibles indique qu'en 1977, les oisillons n'ont pu utiliser au maximum toute la nourriture reçue au début de la période d'élevage.

Tableau 71
Calcul de la ration totale absorbée par les jeunes marmettes et rapport de conversion (augmentation de poids/nourriture absorbée)

	Absorption totale de nourriture				
Âge des oisillons (jours)	Taille des aliments		Rythme d'alimentation (repas/jour)	Absorption quotidienne (g/jour)	Absorption totale
	Longueur (mm)	Poids (g)*			
1	92,5	5,6	4,62	25,9	25,9
2	101,9	6,6	4,62	30,1	30,5
3-20	125,3	12,5	4,62	57,8	1040,0
total					1096,4

	Calcul des rapports de conversion				
			3 à 7 jours		
Année	Rythme d'alimentation (repas/jour) (*A*)	Taille des repas (g) (*B*)	Absorption de nourriture (*C* = *A X B X* 4)	Augmentation de poids (*D*)	Taux de conversion (D/C *X* 100 %)
1975	3,6	(12,5)†	180	45	25
1976	3,4	(12,5)†	170	41	24
1977	4,6	12,5	232	51	22

* Estimé d'après la longueur, selon la formule de Bradstreet (1977) : poids frais (mg) = 0,0036 (longueur, en mm) ^{3,13} .
† Chiffres dérivés de l'estimation de 1977.

La stabilisation de l'augmentation de poids à 220 g (19 jours) observée en 1977, révèle qu'à cet âge et à ce poids, l'énergie nécessaire à la croissance et à la subsistance est égale à l'énergie fournie par 58 g de poisson ingérés par jour (26 % du poids de l'oisillon), bien que la capacité calorifique de l'oisillon puisse également augmenter (E.H. Dunn, 1975). En 1975, le poids des jeunes s'est stabilisé à 182 g (17 jours) lorsque la consommation d'aliments représentait 23 % du poids de l'oisillon. Ces chiffres correspondent d'assez près à ceux de Sanford et Harris (1967), qui ont découvert que la quantité de poisson nécessaire à la survie d'une marmette adulte, presque inactive, maintenue à une température de 11°C, devait correspondre, en poids frais, à 28 % du poids de l'oiseau. En règle générale, la quantité totale de poisson absorbée par les oiseaux piscivores doit représenter entre 22 % et 25 % de leur poids (Spaans, 1971).

Les poissons consommés par les oisillons munis d'un collier ont moins varié en taille que ceux consommés par les adultes, au cours de la même période (figure 106). Les parents ont donc été sélectifs quant à la nourriture rapportée au nid, conclusion peu surprenante en considération de la durée des voyages entre la colonie et les aires d'approvisionnement (voir ci-dessus).

4.6. Analyse

L'absence de relation bien définie entre l'âge des oisillons et le rythme d'alimentation laisse supposer qu'à l'exception du premier jour, les marmettes adultes nourrissent leurs oisillons à un taux se situant près du maximum, tout en assurant leur propre subsistance.

Le rapport entre les rythmes d'alimentation, mesurés par la fréquence des repas, et les rythmes de croissance des oisillons est compliqué par la valeur nutritive variable des repas. Dans la plupart des cas, celle-ci n'a pu être mesurée. Mais lorsque la distance jusqu'aux aires d'approvisionnement

varie beaucoup, il est probable que les oiseaux se rendent loin parce qu'ils peuvent trouver là des poissons plus gros et en plus grande quantité qu'aux abords de la colonie. Le rapport entre la durée du vol et le nombre d'heures consacrées à l'approvisionnement au cours d'un voyage aller-retour moyen, le 2 août 1976 (pas moins de 2:1, tableau 65), indique que la variation observée entre les distances d'approvisionnement ne peut se justifier que si les oiseaux qui s'éloignent beaucoup de la colonie rapportent de plus grosses proies que ceux qui restent à proximité. Si chaque adulte s'approvisionnait régulièrement à une certaine distance de la colonie, l'écart entre les rythmes d'alimentation serait constant, mais les rythmes de croissance ne seraient pas nécessairement différents. Cela expliquerait l'absence de corrélation entre les rythmes d'alimentation relevés pendant les cinq premières observations en S1, en 1977, et l'âge des oisillons à l'envol.

L'utilisation constante de différentes aires d'alimentation par les oiseaux des diverses zones de la même colonie pourrait expliquer les différences entre les rythmes de croissance des oisillons en E et en S, en 1977. Selon Birkhead (1976*a*), les petites colonies de Marmettes communes distantes l'une de l'autre de quelques kilomètres seulement pourraient avoir des aires d'alimentation bien circonscrites. La même explication peut s'appliquer aux différences constantes observées entre les rythmes d'alimentation des trois zones du secteur S1, et une telle variation intra-coloniale et intra-sectorielle rend l'interprétation des rythmes d'alimentation, comme mesure de l'absorption de nourriture ou de la distance d'approvisionnement, particulièrement complexe. Birkhead et Nettleship (1981*a*) ont noté des effets similaires à l'île Cobourg et au cap Hay, en 1979.

En 1975 et 1976, après la mi-août, les approvisionnements sont brusquement devenus plus fréquents, sans pour autant affecter les rythmes de croissance des derniers oisillons éclos, probablement en raison du fait que les oiseaux pêchaient près de la colonie et rapportaient de plus petites proies qu'au début de la saison. La possibilité qu'un tel état de choses ait été dû à une plus grande disponibilité de petits poissons n'est pas confirmée par l'échantillonnage fait dans les eaux adjacentes du détroit de Lancaster (Sekerak *et al.*, 1977), qui indique au contraire que les poissons de la taille de ceux qui étaient rapportés aux derniers oisillons éclos se faisaient plus rares en août. Selon Ward et Zahavi (1975), les grandes colonies d'oiseaux de mer serviraient de << centres d'information >> pour l'échange de renseignements sur la situation des concentrations lointaines de nourriture. Dans le cas de la colonie de l'île Prince-Léopold, les oiseaux qui quittaient la colonie semblaient se fier aux indications données par les nourriciers rentrant à la colonie pour orienter leur vol (Chapitre V, section 4.7). Les rythmes d'alimentation plus fréquents observés vers la fin de la saison, en 1975 et 1976, coïncidaient avec l'envol de plus de la moitié des oisillons et, donc, avec une diminution importante du nombre d'oiseaux faisant la navette entre les aires d'approvisionnement éloignées et la colonie. Le choix de pêcher à proximité de la colonie peut donc s'expliquer par une plus grande incertitude relativement à l'emplacement réel des aires d'alimentation éloignées.

Les rythmes d'alimentation observés le 5 août 1976 témoignent des changements survenus dans les modes d'approvisionnement. Au cours des trois journées précédentes, la répartition des glaces flottantes variait beaucoup dans l'aire d'approvisionnement de la colonie de l'île Prince-Léopold (Nettleship et Gaston, 1978) et un changement marqué dans le trajet emprunté par les oiseaux rentrant dans la colonie a été observé en même temps. Les oisillons éclos pendant les cinq journées précédentes étaient nourris beaucoup plus vite que ceux éclos plus tôt, ce qui laisse croire que les adultes qui

avaient commencé à nourrir leurs jeunes pendant cette période préféraient rester à proximité de la colonie, tandis que ceux dont les oisillons étaient plus âgés continuaient à s'éloigner de la colonie pour s'approvisionner apparemment sans grand succès. D'importantes concentrations inhabituelles de glaces flottantes ont été observées dans le détroit de Lancaster pendant la majeure partie du mois d'août, et il est intéressant de noter un renversement de la différence normale entre les rythmes d'alimentation au secteur S1, pendant l'observation du 21 août.

Comme la taille des proies rapportées aux oisillons variait, il est presque inutile d'évaluer les rythmes d'alimentation sans avoir des données sur la taille des proies, et ces données sont souvent difficiles à obtenir. Les rythmes de croissance des oisillons, surtout après le dixième jour, et le poids maximal qu'ils atteignent sont les données les plus utiles pour évaluer la quantité de nourriture disponible. Toutefois, il faut également tenir compte des variations entre les différentes zones à l'intérieur de la colonie. L'intervalle entre les repas fournit très peu de renseignements sur la distance parcourue par les oiseaux jusqu'aux aires d'approvisionnement, la durée du voyage n'étant qu'un des éléments de cet intervalle, et les adultes passant vraisemblablement plus de temps à pêcher pour leurs propres besoins que pour approvisionner leurs oisillons.

5. Résumé

1) Les oeufs recueillis dans différents secteurs de la colonie, à titre d'échantillons, étaient de couleurs et de volumes variés, et ces deux caractéristiques étaient interreliées. La variation de la couleur de fond indiquerait une hétérogénéité génétique entre des sous-groupes de population à l'intérieur de la colonie.

2) Les oeufs pondus en 1977 étaient généralement plus petits que ceux pondus en 1975 et 1976, à cause peut-être des aires d'approvisionnement moins abondantes au cours de la pré-ponte.

3) Les tectrices primaires des oisillons se sont développées à une vitesse constante, indépendamment des augmentations de poids, et ont été un élément utile pour déterminer l'âge des jeunes.

4) Le poids des oisillons à un âge donné a beaucoup varié d'une année à l'autre, et a été le plus élevé en 1977. Le poids à l'envol variait généralement entre 160 et 260 g.

5) La courbe de croissance moyenne des oisillons pesés en 1975 a atteint une asymptote au seizième jour, mais cela ne s'est pas produit en 1976 et 1977.

6) Le poids des jeunes, au quatorzième jour, est en corrélation positive avec leur poids initial et en corrélation négative avec la date de ponte, ce qui porte à croire que les premiers oisillons éclos et ceux nés de gros oeufs se sont développés plus rapidement.

7) Le rythme d'alimentation des oisillons était généralement plus élevé en 1977 qu'au cours des deux autres années, sauf à la fin d'août où les rythmes rapides observés en 1975 et 1976 tenaient sans doute au fait que les adultes s'approvisionnaient à proximité de la colonie.

8) Le rythme d'alimentation n'avait aucun rapport avec l'âge des oisillons entre le troisième et le vingt-deuxième jour.

9) La majeure partie des repas des oisillons comprenaient un seul poisson d'un poids moyen de 12,5 g, mesuré d'après les échantillons prélevés sur les oiseaux munis d'un collier, en 1977. Les poissons destinés aux très jeunes oisillons étaient généralement plus petits que ceux rapportés plus tard.

10) La morue arctique *Boreogadus saida* constituait la principale proie rapportée aux jeunes, comptant pour plus de 90 % des aliments retirés des oisillons porteurs d'un collier. Les échantillons de nourriture recueillis sur les corniches renfermaient une plus grande variété de proies de tailles très variables, probablement parce que ceux-ci comprenaient un nombre disproportionné de très petits poissons, destinés aux oisillons qui n'étaient pas encore complètement éclos au retour du nourricier.

11) La quantité estimative de nourriture consommée quotidiennement par les jeunes âgés de 3 à 18 jours équivalait à 58 g (poids frais). Entre le troisième et le septième jour, 22 à 25 % de cette nourriture se traduisaient en gains de poids chez les jeunes.

Chapitre V Poids, nourriture et aires d'alimentation des adultes

1. Introduction

Le schème de croissance observé chez les oisillons de l'île Prince-Léopold et d'ailleurs laisse supposer que leur poids à l'envol, probablement important pour leur survie, dépend des qualités de pourvoyeur de leurs parents. Étant donné que le poids à l'envol subit des variations interannuelles considérables, l'approvisionnement des oisillons doit être plus ou moins difficile selon les années, et, vraisemblablement, leur régime alimentaire est très limité les années où la nourriture est peu abondante. Les dépenses d'énergie que nécessite cette activité influent probablement sur la condition des parents ; cela se reflète dans leur poids et dans la quantité de réserves énergétiques qu'ils transportent sous forme de matières grasses sous-cutanées.

Pour situer la Marmette de Brünnich dans l'écosystème du détroit de Lancaster, nous avons analysé le contenu stomacal d'individus capturés lorsqu'ils volaient en direction de la colonie. Le fait que les diverses proies étaient digérées plus ou moins rapidement par les oiseaux causait des distorsions et empêchait ainsi toute analyse précise de l'importance relative des divers taxons. Toutefois, il était évident qu'il existait une différence considérable entre le régime alimentaire des adultes et celui qu'ils assuraient à leurs petits. Les besoins énergétiques des parents étant beaucoup plus élevés que ceux de leur progéniture, les adultes passent probablement le plus clair de leur temps hors de la colonie à s'alimenter, et le temps qu'ils consacrent aux oisillons est surtout employé à voyager entre la colonie et les aires d'alimentation. Cette hypothèse est confirmée par l'observation des distances d'approvisionnement pendant l'élevage des oisillons, certains oiseaux allant chercher de la nourriture à plus d'une heure de vol de la colonie.

Afin d'acquérir une certaine connaissance des changements de position des principales aires d'alimentation, nous avons observé les oiseaux qui quittaient la colonie afin de déterminer leur cap initial. La diversité de ces caps et de la distribution des oiseaux observée au cours des relevés aériens vient s'ajouter aux conclusions des études du rythme d'alimentation, faisant ressortir les variations imprévisibles de la position des aires d'alimentation et la rapidité d'adaption dont doit faire preuve la marmette face à ces variations. Le comportement des oiseaux qui quittent la colonie en direction des aires d'alimentation confirme l'hypothèse que celle-ci constitue un << centre d'information >> : les arrivants fournissent à ceux qui s'en vont de précieux renseignements sur la position des aires d'alimentation avantageuses.

2. Mesures et condition des oiseaux

2.1. Méthodes

Pendant les trois années de l'étude, nous avons collecté des oiseaux afin d'étudier leur condition et leur contenu stomacal. Les collectes étaient effectuées lorsque les conditions le permettaient, mais chaque année, nous avons tenté d'échantillonner au moins 20 individus pendant chacune des périodes de la pré-ponte, de l'incubation et de l'élevage. Les oiseaux étaient abattus sur les falaises ou lorsqu'ils se dirigeaient vers la colonie. En 1975, nous avons constaté que la panique causée par les coups de feu tirés en direction des oiseaux sur les falaises provoquait le déplacement des oeufs. Il a donc été décidé qu'aucun coup de feu ne serait tiré à proximité de la colonie après le début de la ponte, en 1976 et 1977. Presque tous les oiseaux collectés pendant l'incubation et l'élevage ont été tués pendant qu'ils se dirigeaient vers la colonie, au-dessus des flèches sud ou nord de l'île.

Nous avons déterminé le sexe de quelques oiseaux, d'abord capturés pour le baguage, d'après leur comportement (leur position pendant la copulation, etc.). Leur poids a également été étudié en fonction du sexe et de la saison.

Chez tous les oiseaux examinés, nous avons mesuré la longueur de l'aile (du carpe jusqu'à l'extrémité de l'aile étendue), la longueur du tarse, et quatre caractéristiques du bec : la longueur du culmen (à partir des plumes du front), la distance des orifices à la pointe, la longueur de la << ligne blanche >> bordant la mandibule supérieure et l'épaisseur au renflement de la mandibule inférieure. Les quatre caractéristiques du bec ont été déterminées parce que, selon Storer (1952), celui-ci accuse un dimorphisme sexuel beaucoup plus grand que les autres parties de l'anatomie de l'oiseau et que nous espérions établir un indice combiné permettant de déterminer le sexe des individus. Cela n'a pas été possible, et seule la longueur du culmen est donnée ici (annexe 24).

Les oiseaux échantillonnés ont été disséqués, et leurs organes sexuels étudiés. Chez les mâles, la largeur maximale et la longueur des testicules ont été mesurées, et dans le cas des femelles, le diamètre du follicule ovarien le plus grand (c.-à-d. l'ovocyte) a été mesuré et l'état de l'oviducte noté. Les oiseaux ont été classés subjectivement selon la quantité de matière grasse qu'ils transportaient. Initialement, quatre catégories ont été établies : matière grasse sous-cutanée 1) peu abondante, 2) moyennement abondante, 3) très abondante et 4) très abondante et corps gras sur les mésentères. Plus tard, les catégories 3 et 4 ont été fondues en une seule. Nous avons observé la présence ou l'absence de plaques incubatrices chez tous les oiseaux et, le cas échéant, leurs dimensions étaient notées. Les plaques incubatrices en régression pouvaient être distinguées de celles qui n'étaient que partiellement développées par la présence d'un nouveau duvet à leurs extrémités, ce qui permettait de distinguer les non-reproducteurs des reproducteurs sans progéniture.

2.2. Mesures

Le tableau 72 présente la longueur moyenne de l'aile, du culmen et du tarse de tous les spécimens collectés et dont le sexe a été déterminé par dissection. Tous les résultats sont proches de ceux obtenus par Storer (1952), dans la région de la baie Baffin, chez les individus les plus petits des populations de Marmettes de Brünnich qu'il a étudiées. C'est dans la longueur du culmen que se présentait le plus grand dimorphisme sexuel, mais seulement une faible proportion des oiseaux dépassait les limites de confiance de 95 % relatives au sexe opposé, et, par conséquent, ces mesures ne constituaient pas un critère très valable pour déterminer le sexe des oiseaux.

Les ailes des oiseaux étudiés pendant la pré-ponte (avant le 21 juin) étaient beaucoup plus longues que celles des oiseaux reproducteurs (ceux qui présentaient des plaques incubatrices) collectés plus tard dans la saison (tableau 72). Cela est un indice probable de l'effet du frottement sur les roches lorsque les oiseaux sont au site et laisse supposer que la longueur de l'aile n'est pas non plus un critère valable pour effectuer des comparaisons interpopulations chez la marmette.

2.3. État des gonades

Les premiers mâles échantillonnés, le 23 mai 1976, présentaient de grands écarts du point de vue des dimensions des testicules. Toutefois, au début de juin, ceux-ci semblaient avoir atteint leurs dimensions maximales chez la plupart des individus et ont gardé leur volume tout le mois. Pendant la première moitié de juillet, nous avons enregistré une forte diminution des testicules concurrente à la cessation de la ponte et, à la fin du mois, ceux-ci semblaient avoir complètement régressé (figure 97). Le diamètre maximal

Tableau 72
Mensurations des oiseaux collectés à l'île Prince-Léopold, de 1975 à 1977. Seuls sont inclus les oiseaux dont le sexe a été déterminé par dissection et qui sont considérés comme des adultes reproducteurs

Longueurs	Mâles			Femelles			Rapport mâle-femelle
	$\bar{x}$	ET	*N*	$\bar{x}$	ET	*N*	
Aile (mm)	215,53	6,04	85	214,76	5,36	50	1,004
Culmen (mm)	35,14	1,74	86	33,23	3,88	49	1,057
Tarse (mm)	36,40	1,08	10*	35,44	1,04	8*	1,023

	Sexes combinés							
	Oiseaux collectés avant le 21 juin			Oiseaux collectés après le 21 juin				
	$\bar{x}$	ET	*N*	$\bar{x}$	ET	*N*	t	*P*
Aile (mm)	217,25	4,76	47	214,17	6,02	88	4,67	<0,001

* De nombreuses mesures du tarse ont dû être rejetées à cause de la comparabilité douteuse des méthodes employées.

moyen des follicules ovariens a été enregistré le 30 juin 1977, au milieu de la période de la ponte, puis a diminué fortement par la suite, comme on pouvait s'y attendre (figure 98).

2.4. Plaques incubatrices

Seule une faible proportion des oiseaux étudiés avant le 15 juin semblaient avoir des plaques incubatrices, mais le 30 juin 1977, 70 % de ceux-ci (*N* = 20) avaient des plaques complètement formées (figure 99). À cette date, moins de 40 % des couples avaient pondu un oeuf, ce qui porte à croire que la formation de la plaque incubatrice ne se termine que quelques jours avant la ponte, le processus ne durant apparemment pas plus que 15 jours. Il ne semblait exister aucune distinction sexuelle quant à la formation de la plaque.

Chez certains oiseaux collectés en août, dont quelques-uns rapportaient du poisson à la colonie, les plaques incubatrices commençaient à se duveter, signe que la régression, au moins chez certains individus, commence avant que les oisillons ne prennent leur envol. Selon toute vraisemblance, les oiseaux étudiés après le 15 juillet qui n'avaient pas de plaque incubatrice ou dont la plaque était partiellement formée ne se sont pas reproduits. Toutefois, ces échantillons ne permettaient pas de connaître la proportion des non-reproducteurs dans la population, car les oiseaux transportant du poisson ont été échantillonnés intentionnellement pendant l'élevage.

2.5. Poids et condition physique

Le poids des oiseaux adultes tués ou capturés à l'île Prince-Léopold variait de 734 à 1101 g. Le poids moyen variait aux divers stades du cycle de reproduction et d'une année à l'autre, mais les mâles étaient toujours plus pesants que les femelles (rapport moyen mâle-femelle = 1,04), sauf pendant

l'incubation en 1977. Comme le nombre d'échantillons variait selon l'époque de l'année, la valeur du poids moyen sur toute une saison n'est pas très fiable, mais il était de 922 g chez les mâles (N = 82) et de 881 g chez les femelles (N = 48). Dans 85 % des cas, le poids des oiseaux étudiés se situait entre 800 et 1000 g.

Pour les besoins de l'analyse du poids, trois périodes ont été considérées : la pré-ponte (avant le 21 juin), l'incubation (du 21 juin au 21 juillet) et l'élevage des oisillons (après le 21 juillet). Le poids des mâles a varié considérablement en 1976 et il en a été de même pour celui des femelles en 1977 (figure 100). Les variations de poids interannuelles étaient importantes chez le mâle pendant la pré-ponte et chez la femelle pendant l'incubation. Au cours des trois saisons, le poids des individus était toujours moins élevé pendant l'élevage qu'avant la ponte, mais l'écart était très mince chez les mâles en 1977. Pendant l'incubation en 1977, le poids des femelles semble avoir été exceptionnellement élevé.

L'examen des dépôts de graisse des oiseaux a confirmé l'hypothèse selon laquelle les variations intra - et interannuelles de leur poids moyen dépendent de leur condition physique. L'examen des données groupées des trois années de l'étude a révélé une tendance globale vers la réduction de la quantité de graisse sous-cutanée au fur et à mesure que la saison progresse (tableau 73). Les oiseaux collectés en juin 1975 et 1976 étaient généralement plus gras que ceux étudiés en juin 1977 (tableau 74), ce qui concorde avec les poids inférieurs observés au cours de cette période et la prévision, basée sur la date médiane tardive de ponte en 1977, à l'effet que les réserves alimentaires étaient relativement rares avant la ponte cette année-là. Les oiseaux collectés en mai 1976 étaient tous très gras, ce qui laisse supposer qu'au moins cette année-là, ils arrivaient à la colonie en bonne condition.

Nous avons décelé une différence marquée dans la quantité de graisse des oiseaux collectés en août 1976 par rapport à ceux collectés en août 1975 (tableau 74). Vu que le nombre d'oiseaux échantillonnés en 1976 était plutôt faible, il serait audacieux d'accorder beaucoup d'importance à cette comparaison, qui n'est pas reflétée par des différences de poids, mais celle-ci correspond au rythme de croissance des oisillons. Cela porte à croire que les reserves alimentaires étaient plus abondantes pendant la dernière partie de la période de l'élevage en 1976 qu'à la même époque l'année précédente (Chapitre III, section 3). La forte diminution du poids des oiseaux des deux sexes entre

Tableau 73
Quantité de graisse sous-cutanée observée dans des échantillons prélevés à trois différentes périodes. Les données de 1975 à 1977 ont été groupées*

Période	Quantité de graisse			N
	Faible	Moyenne	Grande	
Pré-ponte	3	8	35	46
Incubation	14	18	13	45
Élevage	11	8	4	23
Total	28	34	52	114

* Coefficient de contingence, C = 0,521, chi^2 = 42,43, df 4, $P < 0,001$.

Tableau 74
Variations interannuelles de la distribution des quantités de graisse, par catégories, chez les oiseaux collectés en juin et en août à l'île Prince-Léopold (aucune mesure n'a été effectuée en août 1977)

Année	Quantité de graisse		*N*	
	Faible-moyenne	Grande		
Juin				
1975 et 1976	2	11	13	
1977	18	11	29	$Chi^2 = 7,84$, $P < 0,01$
Total	20	22	42	
Août				
1975	17	0	17	Probabilité exacte
1976	2	4	6	de Fisher = 0,002
Total	19	4	23	

la pré-ponte et l'incubation en 1976, et le poids inférieur des femelles pendant l'incubation par rapport à celle de l'élevage, confirment également l'hypothèse que les réserves alimentaires étaient relativement faibles en juillet 1976.

Les marmettes adultes échantillonnées par M.S.W. Bradstreet (communication personnelle) dans l'est du détroit de Lancaster le 12 août 1976 étaient beaucoup plus pesantes que celles étudiées à l'île Prince-Léopold pendant les deux premières semaines d'août (tableau 75). D'après la position du poste d'échantillonnage, les oiseaux étudiés par Bradstreet provenaient sans doute de la colonie du cap Hay, dans l'île Bylot. Il n'existe aucune différence de mensurations entre ces deux populations (Nettleship et Birkhead, 1981a), de telle sorte que les écarts enregistrés étaient probablement causés en partie par la masse des aliments trouvés dans le proventricule des oiseaux collectés en mer et en partie par le fait que les oiseaux échantillonnés à la colonie avaient épuisé une grande partie de leurs réserves alimentaires pendant leur vol en provenance de l'aire d'alimentation. D'après la formule de Pennycuik (1969), un oiseau de la grosseur de la Marmette de Brünnich devrait dépenser environ 20 g de graisse pour parcourir une distance de 100 km.

Tableau 75
Poids moyen de deux groupes de Marmettes de Brünnich adultes, échantillonnés dans le détroit de Lancaster, en août 1976. Seuls les oiseaux ayant des plaques incubatrices bien formées sont inclus

Endroit	Mâles			Femelles		
	Poids moyen	ET	*N*	Poids moyen	ET	*N*
Île Prince-Léopold (10 et 12 août)	877,62*	52,96	11	865,57†	44,91	6
Est du détroit de Lancaster (12 août)	931,40*	59,00	5	921,75†	41,28	12

* $t = 3,50$, $P<0,01$.
† $t = 2,73$, $P<0,05$.

3. Régime alimentaire des adultes

3.1. Méthodes

Les oiseaux ont été disséqués le plus tôt possible après leur collecte, et leur tube digestif a été examiné. Les résidus alimentaires ont été conservés dans une solution à 70 % d'alcool, puis identifiés et comptés ultérieurement en laboratoire. La plupart des aliments récupérés comprenaient des otolithes, des poissons et des résidus fragmentaires de crustacés, mais des crustacés entiers ont également été observés. Presque toutes les matières identifiables se trouvaient dans l'estomac et quelques-unes dans le proventricule, bien que les otolithes et les fragments de carapaces des crustacés passent parfois par le tube digestif pour être éliminés sous forme d'excréments (Swennen, 1977). Selon toute vraisemblance, ces matières solides circulent rapidement dans les intestins.

Les otolithes ont été couplés selon la taille afin de déterminer le nombre de poissons représentés, et les restes les moins digestibles des crustacés, habituellement des parties de la queue, ont été comptés. Des spécimens entiers de crustacés et d'otolithes et certains fragments de crustacés ont été mesurés à l'aide d'un microscope et ces données ont ensuite été converties pour obtenir des grandeurs réelles à l'aide des facteurs de correction de Bradstreet (1976).

3.2. Résultats

Seulement 44 % (N = 36), 56 % (N = 48) et 75 % (N = 48) des oiseaux échantillonnés en 1975, 1976 et 1977 respectivement avaient des résidus alimentaires dans leur proventricule et/ou dans leur estomac. Cette proportion augmentait au fur et à mesure que la saison progressait (tableau 76), et l'on trouvait plus souvent des aliments dans les oiseaux qui volaient en direction de la colonie que dans ceux collectés sur les falaises. Pendant les trois années de l'étude, les restes de 15 espèces ont été observés : deux poissons, douze crustacés et un calmar (tableau 77), mais seulement 19 % (N = 80) des estomacs observés contenaient plus d'un taxon.

Des résidus de poisson ont été observés, dans 96 % des estomacs contenant des résidus. Parmi les otolithes, 2 étaient des faux-trigles (*Triglops spp.*) et 237 appartenaient à la famille des gadidés, presque certainement la morue arctique (*Boreogadus saida*). La proportion de crustacés dans les matières traitées était de 21 % et les genres les plus fréquents étaient *Parathemisto*, *Gammarus* et *Onisimus*, dont chacun se trouvait dans 10 % des estomacs. Le nombre de taxons de crustacés par estomac était en corrélation positive avec la population de tous les taxons présents (figure 101).

La taille des proies variait d'environ 5 mm, pour les plus petits crustacés, à 200 mm, pour les plus gros spécimens de poissons. La plupart de ces derniers mesuraient entre 60 et 180 mm (figure 102), et selon des renseignements obtenus en 1976 et 1977, la taille des *Boreogadus* avalés atteignait un sommet à la mi-juillet, puis diminuait en août (figure 103).

Il semble peu approprié de pousser l'analyse du régime alimentaire des oiseaux échantillonnés à l'île Prince-Léopold, car il est évident que les résidus examinés constituaient un échantillon très peu fidèle des organismes ingérés. Cette question est traitée plus en détail ci-dessous à partir

Tableau 76
Proportion des Marmettes de Brünnich, échantillonnées de 1975 à 1977, qui avaient des résidus alimentaires dans l'estomac. À moins d'indication contraire, tous les oiseaux collectés se dirigeaient vers de la colonie

Mois	Estomacs, %*		
	1975	1976	1977
Mai	-	40 (20)†	-
Juin	0 (10)†	67 (3)	65 (34)
Juillet	67 (9)	70 (20)	100 (6)
Août	100 (7)‡	100 (1)‡	100 (8)

* Les chiffres entre parenthèses représentent les populations échantillonnées.
† Oiseaux collectés sur les falaises.
‡ A l'exception des oiseaux collectés sur les falaises (1975 = 10, 1976 = 4).

d'autres données sur l'écologie de l'alimentation des marmettes dans les détroits de Lancaster et de Barrow. Les annexes 25 et 26 fournissent des détails complets sur le nombre d'organismes observés dans les échantillons prélevés à l'île Prince-Léopold.

3.3. Interprétation du régime alimentaire des adultes

Bradstreet (1976, 1977) a examiné le contenu du système digestif des Marmettes de Brünnich des détroits de Lancaster et de Barrow, en 1976. Il a effectué ces échantillonnages à l'intérieur ou à proximité des aires d'alimentation actives des marmettes, mais seuls ceux effectués entre le 7 juin et le 5 juillet et entre le 22 août et le 1er septembre pouvaient toucher des individus en provenance des colonies de l'île Prince-Léopold, car les autres ont été faits dans l'aire d'alimentation des oiseaux du cap Hay. Jusqu'au 5 juillet, les prélèvements d'oiseaux ont été effectués à la lisière de glace fixée dans le détroit de Barrow et par la suite, dans le détroit de Lancaster, soit près des côtes ou au centre du canal.

Les échantillons de morue arctique et de crustacés *Parathemisto* provenant des oiseaux de l'île Prince-Léopold étaient plus gros que ceux prélevés par Bradstreet dans l'aire d'alimentation des marmettes (figures 104 et 105). La plupart des taxons examinés par Bradstreet, non présents à l'île Prince-Léopold (c.-à-d. les copépodes calanoïdes et les ptéropodes *Limacina)*, étaient petits par rapport aux taxons trouvés dans les oiseaux de l'île Prince-Léopold. Par comparaison, le grand crustacé *Gammarus wilkitzkii* était observé plus fréquemment dans les échantillons de l'île Prince-Léopold que dans ceux prélevés par Bradstreet.

Bradstreet a évalué l'importance relative des différents taxons dans le régime alimentaire de la Marmette de Brünnich en déterminant l'équivalent en poids sec de chaque proie capturée par rapport à l'organisme dans son ensemble. Il a également établi les causes possibles de distorsion dans ses calculs. L'étude ci-dessous est fondée en partie sur ses rapports (Bradstreet, 1976, 1977) et en partie sur les différences observées entre ses résultats et les nôtres.

Le cas des otolithes des poissons servira à illustrer les difficultés éprouvées pour évaluer l'importance relative des différents organismes composant le régime alimentaire de la Marmette de Brünnich. Les otolithes

Tableau 77
Fréquence des différents taxons trouvés dans le tube digestif des Marmettes de Brünnich collectées à l'Île Prince-Léopold, en pourcentage du nombre de tubes digestifs contenant des résidus alimentaires

Taxons	Nombre de tubes digestifs contenant chaque taxon*			
	1975	1976	1977	1975-77 combinés
Poissons	16 (100)	26 (93)	33 (92)	75 (94)
Boreogadus saida	-	2 (7)	-	2 (2)
Triglops spp.	16 (100)	28 (100)	33 (92)	77 (96)
Total (poissons)				
Crustacés	-	-	4 (11)	4 (5)
Parathemisto libellula	-	1 (4)	7 (19)	8 (10)
Parathemisto (spp. non identifiée)	-	-	2 (6)	2 (2)
Mysis oculata	-	-	2 (6)	2 (2)
Gammarus setosus	-	-	8 (22)	8 (10)
G. wilkitzkii	-	-	8 (22)	8 (10)
Gammarus (spp. non identifiée)	-	-	1 (3)	1 (1)
Gamarellus homari	-	-	3 (8)	3 (4)
Weyprechtia pinguis	-	-	1 (3)	1 (1)
Onisimus littoralis	-	1 (4)	7 (19)	8 (10)
Onisimus (spp. non identifiée)	-	-	2 (6)	2 (2)
Parapleustes bicuspis	-	-	2 (6)	2 (2)
Pontogenia inermis	-	-	1 (3)	1 (1)
Apherusa glacialis	-	-	1 (3)	1 (1)
Anonyx sarsi	-	-	1 (3)	1 (1)
Monoculodes (spp. non identifiée)	-	-	1 (3)	1 (1)
Total (crustacés)	3 (19)	3 (11)	11 (31)	17 (21)
Calmars				
Gonatus fabricii (?)	-	-	1 (3)	1 (1)
Total du nombre de tubes digestifs contenant des résidus alimentaires	16	28	36	80

* Les valeurs entre parenthèses représentent des pourcentages.

prélevés dans le contenu stomacal des marmettes étaient souvent fragmentés et montraient des signes de corrosion par les liquides digestifs. Cela laisse supposer qu'au moins une partie des otolithes avalés est dissoute *in situ* ; les autres sont éliminés dans les excréments (Swennen, 1977 ; Swennen et Duiven, 1977). L'intervalle entre l'ingestion et la disparition des otolithes, quel que soit le processus, varie probablement selon leur taille et la nature des autres organismes absorbés simultanément. Dans le cas des otolithes

dissous, cet intervalle devrait être fonction directe de leur épaisseur, ce qui pourrait expliquer la différence de taille observée entre les otolithes prélevés par Bradstreet dans les oiseaux s'alimentant à la lisière de glace dans le détroit de Barrow et ceux prélevés pendant la même période à l'île Prince-Léopold (figure 104).

Les différences dans le rythme d'élimination des otolithes produites par leurs différences de taille contribuent probablement à surestimer la taille moyenne des otolithes établie par l'analyse du contenu stomacal des oiseaux. Cela vaut tant pour les oiseaux de la colonie que pour ceux collectés dans les aires d'alimentation, mais, dans ce dernier cas, la distorsion sera probablement moins grande car l'intervalle de temps entre l'ingestion des proies et la dissection sera éventuellement plus court.

Toute variation intraspécifique ou interspécifique de taille ou de structure faisant varier la vitesse de digestion produit des erreurs similaires dans le calcul de la représentation proportionnelle des proies au moment de l'ingestion. Les différences dans la vitesse de digestion expliquent peut-être les différences de taille décelées entre les échantillons de *Parathemisto* spp., prélevés chez les oiseaux de l'Île Prince-Léopold et ceux prélevés chez les oiseaux capturés dans les aires d'alimentation. Elles expliquent peut-être aussi l'absence de petits organismes dans l'estomac des oiseaux de la colonie (figure 104). Faute de données détaillées sur les différentes vitesses de digestion, il faut user de prudence pour calculer l'importance des divers taxons dans le bilan énergétique ; aucune tentative de ce genre n'a été faite à partir des données obtenues à l'île Prince-Léopold.

Parmi les 98 Marmettes de Brünnich collectées à la lisière de glace pendant la pré-ponte, en 1976, 97 % avaient ingéré des crustacés et 93 % des poissons (Bradstreet, 1977). À l'île Prince-Léopold, cependant, aucun résidu de crustacés n'a été découvert dans le tube digestif des oiseaux collectés pendant la même période, mais environ la moitié de ceux-ci (N = 28) contenaient des résidus de poisson. Cela laisse supposer que les crustacés étaient digérés plus rapidement que les otolithes de poisson, phénomène qui porterait à sous-estimer l'importance des crustacés dans le régime alimentaire des oiseaux, faute de facteurs de correction appropriés. De même, la corrélation positive observée entre le nombre de crustacés et le nombre de taxons prélevés dans chaque estomac indique que la diversité des crustacés identifiés dans le régime alimentaire est fonction de l'intervalle de temps entre l'absorption et l'échantillonnage plutôt que des préférences alimentaires des différents oiseaux, bien que cela puisse également se produire.

Les excréments des jeunes marmettes étaient toujours blancs. Ceux des adultes, toutefois, étaient surtout de couleur blanche en mai et en juin, mais passaient au rose ou au rouge à la mi-juillet. Cette couleur, qui persistait jusqu'à la fin de la saison, était due à la présence de matières chitineuses fragmentées dans les excréments, lesquelles étaient probablement des résidus des carapaces des crustacés.

La couleur des excréments peut changer à cause de deux phénomènes, les deux étant susceptibles d'intervenir simultanément. Les crustacés pourraient constituer une part plus importante du régime alimentaire des marmettes après la mi-juillet, comme le confirment les travaux de Bradstreet. En outre, les oiseaux pourraient s'alimenter plus près de la colonie ou revenir plus rapidement de leurs lieux d'alimentation après la mi-juillet. Ainsi, en juin, les résidus rougeâtres de crustacés ont été excrétés alors que les oiseaux n'avaient pas encore regagné la colonie, mais en juillet, ces résidus étaient toujours présents dans le tube digestif des oiseaux qui se posaient sur les falaises. Une explication similaire pourrait être donnée à la proportion plus grande d'estomacs contenant des résidus alimentaires au cours de l'été.

Les aliments fournis aux oisillons à l'île Prince-Léopold étaient toujours transportés dans le bec des parents, et aucun cas de régurgitation n'a été enregistré au cours des milliers d'observations faites, bien que P.G.H. Evans (communication personnelle) en ait observé à l'occasion chez la Marmette de Brünnich à Kipako, dans l'ouest du Groenland. Toutefois, chez les oiseaux de l'île Prince-Léopold, il semble très improbable que les aliments trouvés dans l'estomac des adultes pendant la période de l'élevage aient été destinés aux petits.

Un autre facteur vient compliquer l'interprétation des matières observées dans le tube digestif des Marmettes de Brünnich : la possibilité qu'un certain nombre de petits organismes aient été ingérés par les plus grands, en particulier la morue arctique. Certains des poissons entiers obtenus en mettant des colliers aux oisillons contenaient des crustacés presque intacts du même taxon que ceux trouvés dans l'estomac des marmettes. Des diatomées ont même été découvertes dans le tube digestif des crustacés ; une chaîne alimentaire complète était enfermée. Lorsqu'on trouvait des crustacés entiers accompagnés de fragments de poisson, il était raisonnable de supposer que les deux taxons avaient été ingérés séparément, mais lorsqu'on observait des fragments de poisson et de crustacés mélangés, il était difficile de connaître l'ordre d'ingestion.

Les oiseaux reproducteurs passaient probablement plus de temps sur les lieux d'alimentation pendant l'incubation que pendant l'élevage (Chapitre II, section 3), ce qui a probablement eu pour effet de diminuer les erreurs produites par les variations de la vitesse de digestion au fur et à mesure que la saison progressait. Ce phénomène peut expliquer en partie l'importance apparemment plus grande des crustacés dans le régime alimentaire des oiseaux à la fin de juillet et au début d'août par rapport à celui de juin et du début de juillet. Toutefois, l'augmentation de la taille des morues arctiques capturées entre juin et juillet, telle qu'indiquée par celle des otolithes prélevés à l'île Prince-Léopold, va à l'encontre de cette tendance et indique probablement un changement réel de la taille des poissons capturés. Cette même tendance se voit d'après les données de Bradstreet, qui indiquent que la longueur moyenne des poissons capturés à la lisière de glace du détroit de Wellington était de 60 mm en juin et au début de juillet, et que celle des poissons capturés à la fin de juillet et en août dans le détroit de Lancaster était d'environ 120 mm.

Les gadidés, vraisemblablement la morue arctique, obtenus pendant les prélèvements de zooplancton effectués dans le détroit de Lancaster entre le 22 juillet et le 22 août 1976 par Sekerak *et al.* (1976), avaient pour la plupart une longueur de 10 à 30 mm. Les morues de cette dimension étaient presque certainement des jeunes de l'année, éclos en mai ou en juin. Ces longueurs, évaluées d'après la taille des otolithes prélevés dans les marmettes, portent à croire que la plupart des morues arctiques capturées étaient des poissons âgés de deux ou trois ans (Andriyashev, 1954).

La distribution de la taille des organismes prélevés par Bradstreet dans l'estomac des marmettes collectées à la fin de juillet et en août est très différente de la distribution logarithmico-normale de la taille des organismes ingérés par des passereaux insectivores (figure 106) examinés par Hespenheide (1971). La prépondérance de beaucoup supérieure des petits organismes dans l'estomac des marmettes semble refléter la très grande diversité de leur régime à cette époque de l'année. Cela indique également qu'elles sont opportunistes et que la majorité de leurs proies sont concentrées dans les mêmes aires. Ce mode d'alimentation est courant lorsque le temps nécessaire à la capture et à l'ingestion de la proie est négligeable, une fois que celle-ci a été repérée (Schoener, 1971). Certains petits organismes, comme les copépodes, peuvent avoir été avalés involontairement en même temps que d'autres proies.

Compte tenu des difficultés exposées ci-dessus, que peut-on dire de positif à propos du régime alimentaire des Marmettes de Brünnich de l'Île Prince-Léopold? Il ressort des travaux de Bradstreet que la morue arctique est le principal organisme recherché par ces oiseaux pendant toute la saison de reproduction, et nous abondons dans le même sens. D'après ses calculs, cette espèce constituait 90 % en poids sec de la nourriture ingérée par les oiseaux à la lisière de glace fixée en juin et au début de juillet. En eau libre ou près des côtes, cette proportion était de 75 % du 22 juillet au 8 août, et de 90 % du 9 au 26 août. Le reste de la masse alimentaire, en poids sec, était constitué presque entièrement de crustacés amphipodes, dont les plus fréquents étaient les *Onisimus* à la lisière de glace et les *Parathemisto* dans les derniers prélèvements. Pour ces raisons, l'importance des crustacés dans le régime alimentaire des oiseaux était presque certainement plus grande que prévu, mais la qualité de ces évaluations n'augmentera probablement pas dans un avenir prévisible.

Pendant l'élevage, la proportion des crustacés était certainement plus élevée dans le régime des adultes que dans celui des oisillons (Chapitre IV, section 4.4) et la taille médiane des morues arctiques fournies aux petits était également plus grande que celle évaluée d'après la taille des otolithes prélevés dans l'estomac des adultes pendant la même période (figures 95 et 107). Ces deux observations révèlent que les adultes s'alimentent de proies situées à l'extrémité inférieure de la chaîne alimentaire et qu'ils choisissent les organismes de plus grande taille pour leurs petits, stratégie très profitable dans un contexte où les déplacements entre la colonie et l'aire d'alimentation prennent une part importante du temps de cette espèce (Schoener, 1971). Une sélectivité semblable de la part des parents d'oisillons a été établie pour plusieurs espèces de sternes (*Sterna* spp.) où le temps consacré aux déplacements est aussi important (Dunn, 1972 ; Lemmetyinen, 1973 ; Taylor, 1975).

4. Aires d'alimentation

4.1. Méthodes

Les données sur les aires d'alimentation des Marmettes de Brünnich de l'Île Prince-Léopold ont été obtenues au cours de relevés aériens effectués périodiquement dans la majeure partie du détroit de Barrow, l'ouest du détroit de Lancaster et les eaux adjacentes du détroit de Wellington et de l'inlet Prince-Régent. D'autres renseignements ont été recueillis par l'observation des oiseaux qui quittaient la colonie ou qui y arrivaient, mais ces observations n'étaient possibles que lorsque la visibilité était bonne.

En 1975, un seul relevé aérien a été effectué, le 10 juin, à partir d'un hélicoptère Bell 206 (Nettleship, 1977*b*). Tous les autres relevés, soit cinq en 1976 et trois en 1977, ont été faits à bord d'un Twin Otter de Havilland. La méthode employée en 1976 et 1977 est décrite par Johnson *et al.* (1976) ; deux observateurs, un de chaque côté de la cabine, comptaient tous les oiseaux observés dans une bande d'environ 200 m de largeur de chaque côté de la ligne de vol. Le parcours était divisé en un certain nombre de transects, et le nombre d'oiseaux était enregistré par intervalles de deux minutes. Le calcul de la vitesse-sol de l'aéronef permettait d'établir la position correspondant à chaque intervalle et, ainsi, de dresser des cartes précises. Les distances parcourues variaient quelque peu en raison des changements de distribution de la glace fixée et de la diminution de la visibilité par le brouillard, mais la superficie maritime totale comprise dans les relevés était d'environ 24 000 km^2. Les relevés côtiers ont été effectués à 1 km du littoral et ceux de la lisière de glace fixée à 200 m de l'interface eau-glace. Les détails complets sur les méthodes employées ont été décrites par Nettleship et Gaston (1978).

La densité de la population des marmettes dans chaque transect a permis de calculer la population totale dans la région étudiée, à l'exception des environs de l'Île Prince-Léopold, qui n'étaient pas inclus dans les relevés. La densité moyenne enregistrée dans les transects côtiers a été extrapolée sur la zone de 4 km à partir de la côte et celle enregistrée dans les transects pélagiques, sur le reste de la zone maritime étudiée. Les zones couvertes de glace fixée solide ont été exclues des calculs, mais non pas celles couvertes de glaces flottantes. Les premier et dernier intervalles de deux minutes des transects pélagiques ont été inclus dans les transects côtiers.

Nous disposions d'autres renseignements sur la distribution des oiseaux en mer grâce à des relevés aériens effectués dans le détroit de Barrow et les masses d'eau voisines par Davis *et al.* (1974), en juin et août 1974, et par Alliston *et al.* (1976), en 1975, et le long des lisières de glace fixée, par Bradstreet (1977) et Bradstreet et Finley (1977) en 1976. Ces observations sont résumées par Bradstreet (1979). En outre, R.G.B. Brown a effectué des observations à partir d'un navire du 17 au 19 août 1976 dans le détroit de Lancaster et l'est du détroit de Barrow, et autour de l'île Prince-Léopold à une distance d'environ 15 km (Nettleship et Gaston, 1978).

4.2. Résultats des observations aériennes

1975

Les transects étudiés le 10 juin ne couvraient que la région comprise à moins de 100 km de l'Île Prince-Léopold. Le parcours effectué ne suivait pas la lisière de la glace fixée qui allait, ce jour-là, de l'Île Prince-Léopold à la côte sud de l'Île Devon, un peu à l'ouest de la baie Maxwell. Un important rassemblement de marmettes a été observé dans le centre de l'inlet Prince-Régent, à environ 50 km au sud de la colonie, parmi les disques de glace à la dérive produits par la débâcle, quelques jours plus tôt seulement, de la glace fixée dans l'inlet.

Les observations aériennes faites par Alliston *et al.* (1976) en juin ont permis de relever des groupes importants de marmettes le long de la lisière de glace fixée au nord de l'Île Prince-Léopold et aussi le long de la côte est de l'Île Somerset, près de l'entrée de la baie Elwin. En juillet, la lisière de glace avait reculé à l'ouest du détroit de Barrow et jusqu'à l'entrée du détroit de Wellington, et les principaux peuplements aviens continuaient d'être observés le long de ces lisières, en particulier celles qui traversaient le détroit de Wellington et qui joignaient les Îles Cornwallis et Griffith. De plus petits groupes ont été observés le long de la côte de l'Île Devon. La position des lisières de glace à cette époque était semblable à celle de juin 1974 (Davis *et al.*, 1974), où la distribution des marmettes était presque identique.

Aucun relevé n'a été effectué par Alliston *et al.* (1976) à la fin de juin ni pendant la première moitié d'août ; pendant la seconde moitié d'août, les marmettes n'ont été observées qu'en groupes relativement petits. À cette époque, il n'y avait aucune lisière de glace fixée à moins de 250 km de l'Île Prince-Léopold ; les oiseaux observés étaient associés aux glaces dérivantes, mais aucun rassemblement particulier n'apparaissait.

1976

Pendant presque tout le mois de juin, des lisières de glace stable traversaient l'entrée du détroit de Wellington, ainsi que l'entrée ouest du détroit de Barrow, de la baie Resolute (Île Cornwallis) jusqu'à l'Île Limestone, au large du coin nord-ouest de l'Île Somerset, en passant par l'Île Griffith. Cette situation était similaire à celle observée en juin 1974 et en juillet 1975. Des relevés systématiques de ces lisières de glace, effectués en

juin et au début de juillet par *LGL Ltd.*, indiquent une moyenne de 3000 marmettes, dont les principaux peuplements se trouvaient au centre du détroit de Wellington. Le nombre d'oiseaux variait considérablement d'un relevé à l'autre, en partie selon la direction des vents par rapport à la position de l'interface eau-glace (Bradstreet et Finley, 1977). Le nombre d'oiseaux à la lisière de glace était en corrélation inverse avec les populations enregistrées pendant les recensements journaliers à l'Île Prince-Léopold (figure 108), ce qui est une forte indication que les oiseaux observés à la lisière de glace faisaient partie de la population de reproducteurs de la colonie.

La distribution des marmettes observée pendant les relevés des 2 et 6 août est indiquée aux figures 109 et 110. Au cours du relevé précédent, des concentrations ont été observées aux lisières de glace fixée dans la baie Garnier et le long de la côte sud de l'Île Devon. Seuls de petits groupes ont été repérés à la lisière de glace du détroit de Wellington. Le 6 août, la position des lisières avait changé considérablement, à cause des forts vents qui avaient produit le déglacement presque total du détroit de Wellington et des baies Maxwell et Radstock. De grandes quantités de marmettes fréquentaient ces deux baies, en particulier les lisières de glace nouvellement formées et, par comparaison, des groupes importants étaient également observés en eau libre entre l'Île Devon, à l'est de la baie Maxwell, et la presqu'île Brodeur. À cette même époque, Bradstreet (communication personnelle) a observé beaucoup d'oiseaux qui s'alimentaient aux banquises au nord et à l'ouest de l'Île Prince-Léopold, mais ce secteur n'a pas fait l'objet d'observations aériennes. La comparaison des deux relevés donne à penser que la distance moyenne d'approvisionnement des marmettes des colonies de l'Île Prince-Léopold a augmenté entre les 2 et 6 août (figure 111), peut-être à cause de la débâcle de la glace fixée et de l'apparition de nombreuses glaces dérivantes pendant cette période.

D'après les observations effectuées du 17 au 19 août par R.G.B. Brown, la majorité des oiseaux s'alimentaient au nord et à l'est de l'Île Prince-Léopold à cette époque (figure 112). Des oiseaux transportant du poisson vers l'île ont été observés à plus de 60 km de la colonie ; une partie au moins de ces oiseaux étaient donc des reproducteurs ayant des oisillons. Au cours d'un relevé aérien effectué le 29 août, nous avons observé seulement de petites troupes de marmettes, surtout dispersées au-dessus des zones d'eau libre dans l'est du détroit de Lancaster. Les observations des 11 et 12 septembre ont révélé que très peu de marmettes se trouvaient encore dans la région.

1977

Des relevés ont été exécutés les 25 juin, 18 juillet et 20 août. Le tableau 78 montre le nombre de marmettes relevé, leur distribution entre les zones côtières et pélagiques et leur nombre total approximatif dans toute la région étudiée.

Le relevé du 25 juin a été effectué surtout aux lisières de glace fixée. De vastes peuplements de marmettes se trouvaient à la lisière de glace entre les Îles Devon et Prince-Léopold et aussi au sud de cette dernière île, jusqu'à 25 km de la colonie (figure 113). Plus à l'est, le long de l'inlet Prince-Régent, les lisières de glace étaient moins nombreuses, et quelques oiseaux seulement se trouvaient au large de la presqu'île Brodeur. Aucun oiseau n'a été observé à la lisière de glace qui traversait l'entrée de l'inlet de l'Amirauté. Il semble donc qu'à cette date, la majorité de la population avienne de l'Île Prince-Léopold s'alimentait à moins de 100 km de la colonie.

Tableau 78
Nombre et densité des Marmettes de Brünnich dans les transects côtiers et pélagiques et aux lisières de glace, et proportion des intervalles de deux minutes dans lesquelles cette espèce a été observée au cours des trois relevés de 1977

Habitat	Date du relevé		
	25 juin	18 juillet	20 août
Côtier			
Total des oiseaux	-	1884	296
Densité (oiseaux/km^2)	-	6,20	2,02
Nombre d'intervalles de deux minutes où des marmettes ont été observées	-	47(42%)	27(50%)
Pélagique			
Total des oiseaux	-	199	56
Densité (oiseaux/km^2)	-	0,93	0,43
Nombre d'intervalles de deux minutes où des marmettes ont été observées	-	37(34%)	13(27%)
Glace fixée			
Total des oiseaux	1648	38	-
Densité (oiseaux/km^2)	17,02	1,40	-
Nombre d'intervalles de deux minutes où des marmettes ont été observées	37(95%)	7(64%)	-
Rapport des densités: (Transects côtiers/ transects pélagiques)	-	6,67	4,70
Total			
Transects côtiers	-	14 632	6 383
Transects pélagiques	-	16 331	8 888
Lisière de glace fixée	-	392	-
Totaux	-	31 355	15 271
Quantités corrigées*	-	39 319	18 676

* Facteur de correction pour compenser le nombre d'oiseaux manqué par l'observateur placé à gauche dans l'aéronef - facteur dérivé de Johnson *et al.* (1976); voir le texte et Nettleship et Gaston (1978) pour plus de détails.

Le relevé du 18 juillet touchait la lisière de glace située à l'entrée du détroit de Wellington et une partie de celle de l'entrée ouest du détroit de Barrow. Aucun rassemblement d'importance n'a été observé, mais de petits groupes ont été aperçus jusqu'à 180 km de l'Île Prince-Léopold. Les seules zones à forte densité étaient la côte sud de l'Île Devon en direction est à

partir de la baie Maxwell et les troupes les plus populeuses se trouvaient dans les inlets (figure 114). Des peuplements moyens ont été observés dans les transects pélagiques jusqu'à 60 km de la colonie.

Relativement peu d'individus ont été observés le 20 août, même si la colonie était encore très populeuse à cette date. La distance de ce relevé n'était que de 100 km à partir de la colonie, et d'importantes aires d'alimentation ont donc pu être manquées. La plupart des oiseaux observés étaient à moins de 50 km de la colonie le long des côtes nord et est de l'île Somerset (figure 115). Un groupe isolé a également été repéré juste au large du cap York, sur la côte de la presqu'île Brodeur.

4.3. Habitats préférés

Chaque année (1974-1977), en juin et pendant la première moitié de juillet, la distribution des Marmettes de Brünnich éloignées de l'île Prince-Léopold a été fortement influencée par la position des lisières de glace fixée, où les oiseaux se rassemblent. La figure 116 illustre l'importance relative des différentes lisières de glace dans le détroit de Barrow au cours des relevés effectués par Bradstreet (1979), et de 1974 à 1976. La densité des populations dans les transects longeant les lisières de glace était jusqu'à 100 fois plus élevée que celle observée au-dessus des zones d'eau libre pendant les mêmes relevés. Cette même préférence pour les lisières de glace fixée a été remarquée par Johnson *et al.* (1976) chez les marmettes de l'est du détroit de Lancaster.

Tableau 79
Comparaison des densités de populations de Marmettes de Brünnich enregistrées dans les transects côtiers et pélagiques avant la migration d'automne, en 1976 et 1977

	Densités (oiseaux/km²)		
Date du relevé	Transects côtiers	Transects pélagiques	Rapport des densités (transects côtiers/ transects pélagiques)
2 août 1976	1,92	0,72	2,67
6 août 1976	4,26	1,28	3,33
18 juillet 1977	6,20	0,93	6,67
20 août 1977	2,02	0,43	4,70

Aucun grand rassemblement de marmettes n'a été observé aux lisières de glace fixée le 18 juillet 1977 ou le 2 août 1976, bien que la lisière traversant l'entrée du détroit de Wellington ait été étudiée à ces deux dates. Cela indique que l'attrait de cet habitat peut diminuer au fur et à mesure que la saison progresse, en raison soit d'une diminution des réserves alimentaires aux lisières de glace, soit d'une plus grande accessibilité de la nourriture ailleurs.

Pendant la seconde moitié de juillet et durant tout le mois d'août, les peuplements de marmettes étaient plus denses dans les transects côtiers que dans les transects pélagiques, sauf le 29 août 1976, où relativement peu d'individus ont été observés (tableau 79). Les relevés effectués par Alliston *et al.* (1976) pendant la seconde moitié d'août 1975 mènent à des conclusions différentes : les marmettes ont préféré de beaucoup la proximité des glaces

dérivantes, quelle qu'en fut la distance à partir de la côte, et elles ne semblaient pas préférer les zones côtières aux zones pélagiques en l'absence de ces glaces. Les nombreux relevés effectués en 1976 dans l'est du détroit de Lancaster par Johnson *et al.* (1976) révèlent une corrélation similaire et très significative avec les glaces dérivantes, en particulier lorsque 5 à 25 % des masses d'eau étaient englacées. Des observations faites à partir d'embarcations au large de la côte ouest du Groenland indiquent également que la Marmette de Brünnich préfère la proximité des glaces dérivantes (P.G.H. Evans, communication personnelle). Il se peut qu'un échantillonnage insuffisant nous ait empêché de découvrir ce phénomène au cours de nos relevés.

La popularité des eaux côtières auprès des marmettes que nous avons observées s'explique principalement par les fortes densités notées le long de la côte sud de l'Île Devon, en particulier dans les fjords. Les embouchures de ces inlets sont relativement peu profondes et reçoivent de grandes quantités d'eau douce provenant de la fonte des glaciers et des champs de neige et de glace voisins. Ces conditions attirent peut-être la morue arctique (Andriyashev, 1954) dont dépendent plus ou moins les marmettes adultes pour nourrir leurs petits, ce qui explique peut-être leur préférence pour les eaux côtières pendant l'élevage des oisillons. De vastes bancs de morues ont été observés à la fin d'août et en septembre dans les eaux côtières près de Resolute (E. Green, communication personnelle) et dans la baie Creswell, île Somerset (M.S.W. Bradstreet, communication personnelle). Ces grands rassemblements semblent caractéristiques des poissons avant le frai (Andriyashev, 1970). Toutefois, la plupart des poissons capturés par la Marmette de Brünnich étaient probablement trop petits pour se préparer à frayer et les circonstances exactes dans lesquelles les marmettes prennent le gros de leur nourriture pendant l'élevage demeurent mal connues. Les marmettes adultes collectées au large en août 1976 avaient des morues arctiques dans leur estomac dans une proportion similaire à celle observée dans les marmettes collectées dans les eaux côtières de l'inlet Navy Board (Bradstreet, 1976), ce qui indique qu'au moins certaines morues arctiques sont pélagiques à cette époque.

On sait que la marmette plonge jusqu'à 30 m (Scott, 1973), 54 m (Gurney, 1913) et peut-être jusqu'à 70 m (Tuck et Squires, 1955), mais la profondeur des masses d'eau étudiées pendant la présente étude est en général plus grande et les côtes sont très abruptes (Collin, 1962), ce qui signifie que les poissons benthiques ne peuvent avoir été capturés qu'à proximité des côtes. Le faux-trigle (*Triglops*), poisson complètement développé qui constitue un élément régulier du régime alimentaire des oisillons, est généralement considéré comme benthique. Selon toute vraisemblance, il serait capturé près du littoral, dans des eaux relativement peu profondes.

La densité des Marmettes de Brünnich observées sur l'eau, et possiblement en train de se nourrir, pouvait dépasser 100/km^2, mais, même à ce point, elle était habituellement assez égale sur toute la surface étudiée. Les oiseaux qui s'alimentaient au large de la côte sud de l'Île Prince-Léopold étaient assez dispersés, et ceux qui composaient les vols serrés fréquemment observés juste au large de la colonie étaient rarement vus en train de s'alimenter. Dans les environs de l'île, par conséquent, les marmettes semblaient se nourrir en solitaires, tout comme les Guillemots noirs qui partageaient la même aire d'alimentation. Au cours des relevés aériens, les marmettes se manifestaient parfois en bandes comprenant jusqu'à 30 individus, séparés de quelques longueurs, surtout le long des lisières de glace fixée et dans les baies de la côte sud de l'Île Devon. Certains de ces oiseaux se reposaient peut-être au moment où ils ont été observés, mais les variations dans les espèces et la densité de la population des proies accessibles pourraient entraîner des

variations dans le comportement de la marmette pendant l'alimentation. Par conséquent, les Marmettes de Brünnich peuvent s'alimenter en groupes dans certains cas, comme le font d'autres oiseaux qui se nourrissent de poissons (Murphy, 1936 ; Scott, 1973 ; Sealy, 1973*b* ; Nelson, 1978).

4.4. Estimation du nombre total des oiseaux en mer

L'île Prince-Léopold est le seul lieu de reproduction de la Marmette de Brünnich dans le détroit de Barrow et les masses d'eau voisines. Comme elle se trouve à 300 km à l'ouest de la colonie la plus proche, celle du cap Hay, dans l'île Bylot, il semble improbable que les oiseaux observés à l'ouest de l'extrémité nord de la presqu'île Brodeur viennent d'ailleurs. Les oiseaux collectés à la lisière de glace fixée en juin et en juillet 1976, en direction ouest jusque dans le passage Resolute, étaient des reproducteurs en parfaite condition (Bradstreet, 1977), et compte tenu des populations considérées, ces oiseaux faisaient sans doute partie des colonies de l'île Prince-Léopold.

Le nombre estimatif total des marmettes observées en mer dans la région étudiée était d'environ 19 000 le 20 août 1977 et de 42 000 le 6 août 1976 (tableau 80). En supposant que le nombre total de marmettes reproductrices de l'île Prince-Léopold est de 86 000 couples et qu'un des partenaires de chaque

Tableau 80
Estimation du nombre total de Marmettes de Brünnich dans la région étudiée, en fonction des densités relevées dans les transects

Date du relevé	Nb. d'oiseaux*
2 août 1976	21 536
6 août 1976	41 541
29 août 1976	2 584
18 juillet 1977	39 319
20 août 1977	18 676

* Nettleship et Gaston (1978) décrivent en détail les calculs des relevés de 1976.

couple plus 10 % des membres de l'autre sexe sont présents à la colonie en tout temps (Chapitre II), le nombre de reproducteurs absents de la colonie peut être évalué à environ 77 000 oiseaux. À ceci, on peut ajouter un minimum de 9000 non-reproducteurs (un tiers des non-reproducteurs qui visitent régulièrement la colonie, dont le total correspond à environ 15 % du nombre de reproducteurs) (Chapitre II, section 4.5). On peut aussi en soustraire 5000 pour tenir compte de ceux qui se reposent sur l'eau au pied des falaises de reproduction, zone non traitée au cours des relevés aériens. D'après ces calculs, environ 80 000 oiseaux auraient dû être observés en mer. Cependant, au cours des relevés, l'estimation la plus généreuse correspondait à environ la moitié de ce chiffre.

Étant donné que les fortes concentrations de marmettes se trouvaient surtout dans les transects côtiers et que les parcours d'étude touchaient presque toutes les côtes dans un rayon de 150 km à partir de l'île Prince-Léopold, il semble improbable qu'une aire d'alimentation importante ait été omise. En outre, peu d'oiseaux ont été observés près des limites de la région étudiée, sauf sur la côte sud de l'île Devon. Il semble donc que les relevés englobaient la majeure partie de l'aire d'alimentation des oiseaux de la colonie.

Tous les observateurs ont convenu que les marmettes, en particulier celles qui étaient posées sur l'eau, étaient plus difficilement identifiables que les autres oiseaux de mer observés régulièrement pendant les relevés aériens du détroit de Lancaster (à l'exception des Mergules nains, des non-reproducteurs de passage). Nous pouvons également avoir manqué certains oiseaux qui ont plongé à l'approche de l'aéronef et sont demeurés submergés pendant son passage. Les estimations du nombre de Marmettes de Brünnich dans l'est du détroit de Lancaster pendant l'été de 1976, d'après des relevés aériens similaires, étaient également bien en deçà des populations prévisibles en fonction du nombre de reproducteurs au cap Hay (Johnson *et al.*, 1976), bien que, dans ce cas, une partie seulement de l'aire d'alimentation de la colonie ait été étudiée. En conséquence, ces résultats portent à croire qu'une proportion considérable du nombre de marmettes, peut-être jusqu'à 50 %, n'a pas été notée dans des relevés de ce type.

4.5. Aires d'approvisionnement

En juin et en juillet 1976, la distance d'approvisionnement typique devait varier de 110 à 175 km, car une partie importante des oiseaux de l'île Prince-Léopold s'alimentait aux lisières de glace dans le détroit de Wellington et le passage Resolute. La distance de 350 km aller et retour entre le passage Resolute et l'île représentait probablement un voyage de cinq heures pour les oiseaux. Si certains des oiseaux observés à cette lisière de glace au début de juillet faisaient partie de couples qui s'étaient déjà reproduits, et en supposant qu'ils remplissaient les tâches normales d'incubation chacun leur tour pendant des périodes de 12 heures, plus de 40 % de leur temps libre était consacré aux déplacements.

Pendant la seconde moitié de juillet et en août, la distance normale d'approvisionnement est probablement plus courte, la plupart des oiseaux s'alimentant à moins de 100 km de la colonie. Les principales aires d'alimentation à cette époque semblent être les fjords de l'île Devon, de 60 à 100 km de la colonie, et la baie Garnier, à 70 km de la colonie, qui est une aire probablement importante en juillet et en août. Des groupes moyens ont également été observés dans les zones pélagiques jusqu'à 100 km de l'île Prince-Léopold.

Les rythmes d'alimentation des oisillons observés n'entrent pas en conflit avec les distances d'approvisionnement apparentes pendant l'élevage. Un voyage aller et retour de 200 km peut nécessiter environ trois heures, et si l'oisillon était nourri deux fois pendant chaque période de 12 heures, cela voudrait dire qu'environ 50 % du temps libre des adultes était consacré aux voyages entre la colonie et l'aire d'alimentation. C'est seulement en 1977 que le rythme d'alimentation moyen a dépassé cette valeur, soit avant la fin d'août (Chapitre IV, section 4.2), mais étant donné que, pendant cette saison, de nombreux oisillons étaient nourris trois ou quatre fois par intervalle de 12 heures, beaucoup d'oiseaux devaient probablement s'alimenter à moins de 50 km de la colonie. De toute façon, d'après la distribution des marmettes en mer, il est évident que pendant l'élevage, les déplacements prenaient une très grande part du temps passé à l'extérieur de la colonie.

Les distances d'alimentation observées pendant l'élevage sont comparables à celles enregistrées pour d'autres grandes colonies de Marmettes de Brünnich. Johnson *et al.* (1976) ont observé couramment des marmettes jusqu'à 60 km du cap Hay, bien que la majorité s'alimentait à moins de 30 km de la colonie, et Swartz (1966) a repéré des Marmettes communes et des Marmettes de Brünnich jusqu'à 60 km au moins de leur colonie commune du cap Thomson, en Alaska. R.G.B. Brown (communication personnelle) a observé des troupes importantes de marmettes qui s'alimentaient et transportaient du poisson à des

distances atteignant 80 km des vastes colonies du détroit de Digges, et d'autres groupes plus petits jusqu'à 160 km. Kolthoff (1903) mentionne la présence de marmettes, probablement *Uria lomvia*, qui transportaient du poisson vers la terre, à une distance atteignant 200 km de leurs colonies du Spitzbergen. Par contre, Tuck et Squires (1955) affirment que la plupart des oiseaux des grandes colonies de Marmettes de Brünnich de l'Île Akpatok s'alimentaient à moins de 16 km de celle-ci, mais cela semble être exceptionnel.

4.6. Sens d'arrivée et de départ observés à la colonie

En 1976 et 1977, nous avons observé des oiseaux qui approchaient la colonie de la Falaise Est à partir du sommet des falaises surmontant la flèche sud. De cet endroit, il était possible de dénombrer les oiseaux venant du sud et de l'ouest de l'île, ces derniers coupant souvent au-dessus de la base de la flèche, juste au-dessous de l'observateur. Des oiseaux quittant la colonie en direction ouest ont aussi été observés ; la plupart longeaient le côté est de la flèche et contournaient son extrémité. Certaines observations ont également été faites au pied des falaises lorsque des nuages trop bas nous empêchaient de les faire à partir de leur sommet.

Nous n'avons pu relever aucune fluctuation quotidienne du nombre d'oiseaux arrivant à la colonie, comme celles notées par P.G.H. Evans et son équipe (Chapitre II, section 4.3). Une série de dénombrements effectués à intervalles de deux heures pendant toute la journée du 29 juillet 1976 suggérait un schème bimodal, mais les autres dénombrements n'ont pas confirmé cette observation. À 9 h, le 18 juillet 1976, il arrivait 10 oiseaux/min à la colonie par l'ouest, tandis qu'à la même heure, le lendemain, ces arrivées passaient à 156 oiseaux/min. De même, le rythme d'arrivée est passé de 62 oiseaux/min à 18 h, le 13 juillet 1977, à 15 oiseaux/min à la même heure le lendemain. Des variations aussi fortes du nombre d'oiseaux rejoignant la colonie par l'ouest ont été notées pendant toute la saison en 1976 et 1977, mais ces deux années, le rythme d'arrivée des oiseaux était généralement plus élevé en juillet qu'en août. De tels changements reflètent vraisemblablement des changements dans la localisation des habitats préférés.

Avant de quitter la colonie en direction des aires d'approvisionnement, les oiseaux flottaient habituellement sur l'eau, au pied des falaises, pendant un certain temps. Quelques-uns s'envolaient séparément mais se regroupaient progressivement par la suite. Ceux qui se dirigeaient vers l'ouest passaient le long de la flèche sud, à moins de 2 m de l'eau, et formaient des groupes de 10 à 50 individus après avoir contourné la flèche, à environ 2 km de la colonie. Après leur formation, les troupes demeuraient généralement intactes et elles disparaissaient de la vue à environ 5 km de la colonie. Elles se séparaient parfois en deux groupes distincts, mais le plus souvent, deux bandes s'unissaient, l'une rattrapant l'autre.

La position de laquelle les bandes quittaient l'horizon après avoir dépassé l'extrémité de la flèche sud a été déterminée à plusieurs occasions en juillet 1977 en notant leur position finale et en supposant une vitesse moyenne en vol de 70 km/h. Le cap initial de la plupart des vols était apparemment le sud-ouest (figure 117). À partir du 5 juillet, le cap changeait progressivement au fur et à mesure que les oiseaux s'éloignaient de la colonie, car le cap final de groupes suivis pendant de longues périodes était plus à l'ouest que celui d'autres groupes suivis pendant de courts intervalles seulement. De tels changements de direction peuvent se produire si les oiseaux s'orientent sur des points de repère ou des accidents de terrain éloignés.

Les variations du cap initial des vols, d'une journée à l'autre, étaient peut-être liées aux conditions météorologiques. Les oiseaux qui contournaient la flèche semblaient se diriger davantage vers l'ouest et moins vers le sud au

fur et à mesure que la vitesse des vents augmentait (figure 118). Cela est peut-être dû au fait qu'en se dirigeant plus vers l'ouest, les oiseaux étaient davantage protégés par la face abritée de l'île puisque, pendant toutes les observations, la direction des vents variait du nord-ouest au nord-est. Lorsque de forts vents soufflaient du nord, les oiseaux qui arrivaient à la colonie avaient tendance à se rapprocher de la côte sud et presque tous passaient alors au-dessus de la flèche sud.

En 1977, les vols qui quittaient l'île en direction ouest variaient considérablement en importance d'une journée à l'autre ; ils comptaient en moyenne 14 oiseaux et pouvaient atteindre 50 individus. Apparemment, ces variations ne dépendaient pas du rythme auquel les oiseaux quittaient la colonie et il semble y avoir eu une diminution générale du nombre d'oiseaux par vols quittant l'île en juillet (tableau 81). À distance égale, les vols observés en direction de l'île semblaient se composer d'autant d'oiseaux que les vols en provenance de celle-ci, mais les petites troupes étaient difficiles

Tableau 81
Importance des vols et rythme des départs de Marmettes de Brünnich quittant la colonie par l'extrémité de la flèche sud, d'après des observations faites pendant six jours en 1977

Date	Importance des vols (Nombre d'oiseaux)*					Nombre moyen d'individus par vol	Rythme des départs (oiseaux/min)
	1-10	11-20	21-30	31-40	41-50		
5 juillet	3	8	4	4	2	20	59
12 juillet	1	1	6	2	1	30	145
13 juillet	2	6	-	-	-	12	116
16 juillet	8	5	2	1	2	11	34
28 juillet	8	2	-	-	-	6	182
7 août	7	13	1	1	-	12	63
Total	29	35	13	8	5		

* Si l'on combine les vols comptant 20 oiseaux et moins et ceux dépassant 20 oiseaux, $chi^2 = 20,2$, df 5, $P < 0,01$.

à dénombrer à cette distance. Les vols commençaient à se démembrer à une distance de 1 à 2 km de la colonie, les oiseaux se dirigeant vers différentes parties des falaises. Ceux qui transportaient du poisson en direction de la colonie pendant les relevés aériens étaient généralement solitaires, ce qui laisse supposer que les arrivants ne se groupaient que progressivement, au fur et à mesure qu'ils convergeaient vers la colonie.

Les vols qui quittaient l'île avaient un comportement quelque peu différent de ceux qui y arrivaient : les premiers avaient tendance à faire des changements de cap abrupts de temps à autre, tandis que les autres suivaient normalement une trajectoire plus ou moins droite. Ces changements de direction étaient presque toujours précédés d'une manoeuvre de l'oiseau de tête qui s'élevait de quelques mètres, suivi immédiatement par le reste de la troupe. De nombreux groupes d'oiseaux partant de la colonie effectuaient cette manoeuvre une ou deux fois par minute, et dans plus de 50 % des cas, la troupe changeait de cap à mesure que les oiseaux perdaient de l'altitude pour

reprendre leur vol près de la surface de l'eau. Lorsqu'un groupe en suivait un autre d'assez près, il se conformait souvent aux changements de cap du groupe de tête, mais sans changer d'altitude. De toute manière, l'oiseau de tête de chaque groupe était habituellement un peu plus éloigné de l'eau que les autres et il ne laissait sa place que rarement.

La montée qui précédait les changements de cap visait peut-être à augmenter le champ de vision, ce qui indiquerait que les troupes s'orientent d'après des repères visuels. Toutefois, la visibilité était toujours excellente pendant les observations des vols, et, même au niveau de la mer, les oiseaux qui quittaient l'île en contournant l'extrémité de la flèche sud devaient voir les hautes terres de la côte nord de l'île Somerset, au moins jusqu'au cap Admiral McClintock vers l'ouest. Si c'était le cas, il ne leur était pas nécessaire de prendre de l'altitude.

Selon une autre hypothèse déjà avancée par Sergeant (1951), les oiseaux qui quittaient la colonie s'orientaient en fonction de la position des vols qui s'y dirigeaient, et comme les déplacements d'arrivée et de départ s'effectuaient près de la surface de l'eau, ils pouvaient détecter beaucoup mieux les arrivants en prenant de l'altitude. En fait, les troupes voyageant dans les deux directions suivaient fréquemment la même trajectoire et il leur fallait parfois s'éviter quand elles se croisaient. Ainsi, le 7 juillet 1977, nous avons observé, de la côte nord de l'île Prince-Léopold, des oiseaux qui se sont croisés dans un couloir d'une largeur ne dépassant pas 400 m, à environ 2,5 km de la côte. Cette route relie, à peu près en ligne droite, la flèche nord de cette île et le cap Liddon, dans l'île Devon.

Malheureusement, le cap initial des troupes qui quittaient la colonie était peu révélateur de leur destination éventuelle. En raison de la forme de l'île, les oiseaux qui s'envolaient des sites de reproduction très denses entourant le point G de la colonie de la Falaise Est avaient une moins grande distance à parcourir pour atteindre n'importe quel point du détroit de Barrow, à l'ouest de l'île Beechey, en se dirigeant vers le sud par la pointe de la flèche sud plutôt qu'en contournant l'extrémité nord de l'île. Par conséquent, les oiseaux observés dans une direction ou une autre le long de la côte sud s'alimentaient peut-être à la lisière de glace du détroit de Wellington ou ailleurs dans le détroit de Barrow, sauf dans le quadrant nord nord-ouest à partir de l'île Prince-Léopold. D'après l'orientation sud-ouest de nombreuses troupes en 1975, nous avons supposé que l'aire d'alimentation de ces oiseaux se trouvait à proximité de la côte nord de l'île Somerset, à l'est du cap Admiral McClintock (Nettleship, 1977*b*). Les relevés ultérieurs n'ont cependant pas révélé la présence de rassemblements importants de marmettes dans cette région, et il nous faut supposer que la plupart des troupes rechangeaient de cap une fois qu'elles n'étaient plus visibles de la colonie. Néanmoins, les variations rapides du nombre d'oiseaux qui passaient au-dessus de la flèche sud ou la contournaient laissent supposer que l'emplacement des grandes aires d'alimentation peut changer brusquement en moins de 24 heures.

4.7. Localisation des aires d'alimentation par les marmettes

La comparaison de la distribution des marmettes en mer les 2 et 6 août 1976 indique que la position des aires d'alimentation préférées des peuplements de l'île Prince-Léopold peut changer rapidement en quelques jours. Cela est confirmé par la rapidité des variations du nombre d'oiseaux rentrant à la colonie en provenance de l'ouest. Les changements de la distribution des glaces dans les eaux voisines sont peut-être une cause majeure de ces brusques déplacements de l'aire d'alimentation et un changement très considérable s'est

produit entre le 2 et le 6 août. Le lien établi par divers auteurs (Alliston *et al.*, 1976 ; Johnson *et al.*, 1976 ; Bradstreet et Finley, 1977 ; Bradstreet, 1979) entre la distribution des marmettes et des glaces dérivantes indique que la position des aires d'alimentation préférées peut changer pendant une même journée, en particulier sous l'influence des vents et des courants. De vastes crêpes de glace dérivant à plus de 1 km/h au large de l'Île Prince-Léopold ont été observées et des dérives atteignant 40 km/j ont été enregistrées dans le détroit de Barrow au cours d'études effectuées par satellite (Marko, 1977).

L'hypothèse selon laquelle les troupes qui quittent la colonie s'orientent d'après la trajectoire des arrivants porte à croire que la colonie de reproduction constitue un << centre d'information >> sur la position des aires d'alimentation acceptables, comme l'ont indiqué Ward et Zahavi (1973). Deux caractéristiques des détroits de Lancaster et de Barrow rendent cette hypothèse particulièrement plausible :

1) la position des aires d'alimentation préférées peut changer très rapidement, de sorte qu'un oiseau qui a couvé pendant 12 heures ne peut pas se fier à la position des aires d'alimentation qu'il a fréquentées précédemment ; et
2) au niveau de la mer, la visibilité se détériore souvent et de manière imprévisible, de sorte que les oiseaux ne peuvent s'orienter en fonction de points de repère éloignés.

Les qualités de guide des arrivants pour ceux qui quittent la colonie peuvent être illustrées à l'aide d'un exemple fictif. Supposons que, pendant la période d'élevage, la population de l'Île Prince-Léopold se répartit en parts égales dans trois aires d'alimentation distinctes, 30 000 couples environ se trouvant dans chacune des aires. Si l'une des aires d'alimentation se trouve à 50 km de la colonie et si chaque couple nourrit son petit quatre fois par jour, il devrait y avoir 7150 oiseaux en transit entre la colonie et l'aire d'alimentation en tout temps (tableau 82). Si l'on suppose des vols de 20 oiseaux en moyenne vers la colonie, ceux qui voyagent en direction opposée devraient les croiser environ tous les 280 m, ce qui apparaît amplement suffisant pour maintenir le cap, à moins que la visibilité soit au pire.

Le comportement des reproducteurs observés au moment où ils quittaient la colonie semble correspondre à celui que l'on pourrait prévoir si, effectivement, les oiseaux qui s'envolent de l'île s'orientent d'après la trajectoire de ceux qui y arrivent et vice versa. Les individus qui venaient d'être relevés de leurs tâches d'incubation ou de couvaison descendaient habituellement vers la mer, tandis que ceux qui venaient d'apporter un poisson quittaient directement la colonie (Chapitre II, section 4.3). Selon toute vraisemblance, ces derniers retournaient vers l'aire d'alimentation qu'ils venaient de quitter. Toutefois, ceux qui venaient de passer 12 heures sur les falaises semblaient préférer joindre la masse des oiseaux posés sur l'eau, puis s'envoler en troupes.

En raison de la forme de l'Île Prince-Léopold, le cap des arrivants rendus tout près de la colonie était probablement peu révélateur du point de départ. Par conséquent, les oiseaux posés sur l'eau au pied des falaises devaient choisir leur cap initial. S'ils n'étaient pas certains de la meilleure route à prendre, il se peut qu'ils aient suivi des oiseaux plus expérimentés ou ceux qui avaient particulièrement réussi leur dernier voyage d'alimentation, ce qui pourrait expliquer la formation des vols quittant la colonie.

Une fois arrivés au-dessus de l'extrémité de la flèche sud, après en avoir longé le côté est, les oiseaux devaient soit bifurquer vers l'ouest dans le détroit de Barrow, soit continuer vers le sud en direction de l'inlet

Tableau 82
Calculs hypothétiques du nombre et de la densité des marmettes en provenance d'une aire d'alimentation x

Hypothèses			
Nombre de couples fréquentant l'aire x			30 000
Distance entre la colonie et l'aire x			50 km
Nombre de voyages aller et retour par couple par jour			4
Vitesse-sol atteinte en vol			70 km/h
Population moyenne des vols (nombre d'oiseaux)			20
Calculs			
Durée du voyage aller et retour	$= \frac{50 \times 2}{70}$	=	1,43 h
Heures totales de vol par couple par jour	$= 4 \times 1,43$	=	5,72 h
Nombre d'oiseaux en vol en tout temps	$= \frac{30\,000 \times 5,72}{24}$	=	7150
Nombre d'arrivants en tout temps	$= \frac{7150}{2 \times 20}$	=	179
Donc, la distance moyenne entre les troupes	$= \frac{50}{179}$	=	0,28 km

Prince-Régent (figure 119). Parmi plusieurs centaines de vols observés le long de cette trajectoire, la plupart contournaient l'extrémité de la flèche, mais aucune des quelques bandes qui prenaient le cap sud ne s'est démembrée à ce point. Un vol qui se dirigeait vers l'ouest a modifié brusquement son cap à environ 1,5 km de l'extrémité de la flèche pour se diriger vers le sud-est, sans se démembrer, jusqu'à ce qu'on le perde de vue. À cause de l'apparente diversité d'origine des vols quittant la colonie, il est probable que les oiseaux ne connaissent pas à l'avance la direction que prendra l'oiseau de tête. Ce dernier semble donc fixer le cap. Ceci est également confirmé par le comportement des troupes pendant les rectifications régulières du cap.

Il est intéressant de noter que les trajectoires de vol des marmettes peuvent également être utiles pour la navigation humaine. Au sujet de l'île Bear, Tuck (1961) cite le *Norway Pilot* : << Les eaux entourant l'île pullulent de guillemots (marmettes). La direction prise par les bandes approchant de l'île et l'observation des oiseaux de tête sont très utiles pour repérer l'île dans le brouillard. >>

Il semble inconcevable que les oiseaux mêmes ne tirent pas profit de telles indications dans leurs déplacements entre la colonie et l'aire d'alimentation en usage.

5. Résumé

1) Le développement optimum des testicules et des organes génitaux femelles a été enregistré entre le début de juin et le début de juillet, et il a été suivi d'une régression rapide.

2) Les plaques incubatrices ont commencé à apparaître vers la mi-juin, et elles furent complètement formées chez la plupart des reproducteurs vers la fin du mois. La régression a commencé au début d'août.

3) En général, les mâles étaient plus pesants que les femelles, et le poids des individus des deux sexes avait tendance à diminuer pendant la saison. Ce phénomène a été mis en évidence par la diminution de la quantité de graisse sous-cutanée observée chez les oiseaux collectés pendant l'élevage comparativement à celle des oiseaux collectés plus tôt en saison.

4) Le nombre d'oiseaux collectés dont l'estomac contenait des aliments a augmenté pendant la saison, probablement parce que les individus s'alimentaient plus près de la colonie pendant l'élevage qu'antérieurement.

5) Pendant les trois années de l'étude, plus de 90 % des estomacs étudiés contenaient des otolithes de morue arctique, et seulement 21 % contenaient des résidus identifiables de chacun des 14 autres taxons de poissons ou d'invertébrés dénombrés.

6) La prépondérance de la morue arctique dans le régime alimentaire des marmettes adultes de l'île Prince-Léopold est probablement exagérée par les variations du rythme de digestion, mais ce poisson est certainement la proie préférée de l'espèce.

7) La comparaison de la distribution de la taille des proies avalées par les oisillons et de celle des proies trouvées dans l'estomac des adultes révèle que ces derniers se nourrissent d'organismes plus petits et laissent les poissons les plus gros à leur progéniture.

8) D'après les résultats des relevés aériens, les marmettes de l'île Prince-Léopold s'alimentent à des distances allant jusqu'à 200 km, avant la ponte, et jusqu'à 100 km pendant l'élevage. La distribution des individus en mer varie probablement très rapidement selon l'état des glaces.

9) Les observations de Bradstreet (1979) montrent que les Marmettes de Brünnich du détroit de Lancaster fréquentent les lisières de glace fixée dans la mesure où celles-ci demeurent dans l'aire d'alimentation de la colonie. La lisière de glace qui persiste souvent en travers de l'entrée sud du détroit de Wellington semble particulièrement importante pour les marmettes de l'île Prince-Léopold. En août, les fjords situés sur la côte sud de l'île Devon constituent également des aires d'alimentation très importantes pour ces populations.

10) Les marmettes qui quittent la colonie pour aller se nourrir semblent se fier sur le cap des arrivants pour repérer les aires d'alimentation favorables, et la taille de la colonie permet peut-être aux individus de s'adapter rapidement aux changements de position des aires d'alimentation grâce à l'effet du << centre d'information >>.

Chapitre VI Conclusions et considérations générales

1. Les Marmettes de Brünnich et la communauté des oiseaux de mer

La Marmette de Brünnich constitue, à proprement parler, une espèce extrêmement prolifique. Elle est, dans la majeure partie de sa très grande aire de répartition des eaux arctiques et subarctiques, l'espèce dominante d'oiseau de mer tant en nombre qu'en biomasse (figure 120), se groupant en colonies qui dépassent quelquefois le million de couples (Tuck, 1961). Dans son aire de reproduction de la région du détroit de Lancaster, elle est encore plus dominante, car le Macareux moine et le Mergule nain, qui nichent dans le nord-ouest du Groenland, ne se reproduisent pas du côté canadien de la baie Baffin.

Si l'on tient compte de l'étendue d'eau bornée à l'ouest par la limite normale de la banquise polaire (approximativement dans la région de l'île Bathurst), au sud par le détroit de Fury et Hecla, et à l'est (en incluant le détroit de Lancaster et les eaux adjacentes de la baie Baffin) jusqu'à une longitude d'environ 75° ouest, les effectifs de Marmettes de Brünnich excèdent la population de toutes les autres espèces d'oiseaux de mer combinés (tableau 83). Dans cette région, il n'existe toutefois que quatre colonies de marmettes renfermant en moyenne 102 700 couples reproducteurs chacune (d'après des relevés effectués de 1976 à 1979 par le SCF). La distance maximale entre les colonies est constituée par les 300 km qui séparent l'île Prince-Léopold et le cap Hay. Des relevés aériens ont prouvé que les aires d'alimentation pouvaient s'étendre jusqu'à 200 km de la colonie, ce qui indique que les oiseaux de ces quatre colonies, du moins avant la période d'élevage des jeunes, s'alimentent dans l'ensemble des eaux à l'étude (exception faite, probablement, des parties sud de l'inlet Prince-Régent et de l'extrémité ouest du détroit de Jones).

La comparaison de la communauté d'oiseaux de mer de la région du détroit de Lancaster avec d'autres communautés pour lesquelles nous disposons de données de recensement adéquates montre que la diversité des espèces est exceptionnellement faible dans le détroit de Lancaster (tableau 84). Dans le nord de l'océan Pacifique, la richesse des espèces et l'uniformité de leur répartition diminuent du sud au nord. Cela vaut presque certainement pour

Tableau 83
Oiseaux de mer reproducteurs dénombrés dans la région du détroit de Lancaster et à l'île Prince-Léopold uniquement (les chiffres indiquent les couples reproducteurs dénombrés lo de relevés effectués de 1976 à 1979 par le SCF)

Espèces	Région du détroit de Lancaster		Île Prince-Léopold	
	N	%	*N*	%
Marmette de Brünnich	406 000	50,3	86 000	47,7
Fulmar boréal	275 000	34,1	62 000	34,4
Mouette tridactyle	103 000	12,8	29 000	16,1
Guillemot noir	17 000	2,1	4 000	1,7
Goéland bourgmestre	3 000	0,4	200	0,1
Sterne arctique	2 000	0,2	-	
Goéland de Thayer	500	<0,1	-	
Mouette blanche	150	<0,1	-	
Nombre total de couples reproducteurs	806 650		181 200	
Nombre total d'espèces	8		5	

Tableau 84
Indices de la diversité des espèces pour certaines communautés d'oiseaux de mer dans l'océan Atlantique et dans le nord de l'océan Pacifique

Région	Nombre d'espèces (S)	Diversité* (H')	Uniformité de la répartition† (J)	Latitude (°N)
Détroit de Lancaster	8	1,073	0,488	70-75
Région côtière de l'Alaska ‡ :				
Nord du détroit de Béring	13	1,018	0,424	65-70
Nord de la mer de Béring	20	1,305	0,451	60-65
Îles Aléoutiennes	25	2,030	0,647	50-55
Îles britanniques§	24	2,370	0,746	50-60

* H' (fonction de Shannon-Weaver) = $\sum_{i=1}^{n} p_i \cdot \log_e p_i$ (Bulmer, 1974)

Pi = le pourcentage de l'ensemble des individus représentés par l'espèce i.

† $J = H'/\log_e S$

‡ Chiffres tirés de Sowls *et al.* (1978).
L'Alque pâle et l'Alque marbrée ont été incluses dans le total des espèces, mais exclues de H' et J. Les Marmettes communes et les Marmettes de Brünnich sont traitées comme une seule espèce.

§ Chiffres tirés de Cramp *et al.* (1974).

l'Atlantique. Des mesures de la diversité des espèces basées sur la fonction de Shannon-Weaver (MacArthur, 1965 ; Tramer, 1969) et dérivées de ces communautés ne peuvent être comparées avec celles des communautés d'oiseaux terrestres, car les espèces d'oiseaux de mer les composant s'alimentent dans des aires très différentes, selon qu'elles se nourrissent près des côtes ou au large. Il semble toutefois justifié de considérer les rassemblements d'oiseaux de mer comme des communautés car, habituellement, tous les membres sont liés par des rapports de compétition pour les sites d'alimentation ou de reproduction, ou bien par des rapports prédateur-proie.

Une rareté d'espèces est propre aux communautés végétales et animales vivant dans des conditions physiques extrêmes, comme celles qui prévalent dans les écosystèmes désertiques, alpins et polaires (Odum, 1971 ; Colinvaux, 1973). Cette rareté relative se manifeste à tous les niveaux trophiques et entraîne une chaîne alimentaire beaucoup plus simple que celle que l'on trouve normalement à des latitudes plus chaudes. La forme de la courbe des espèces par rapport à leur abondance devient en même temps souvent exagérée, de sorte qu'une ou plusieurs espèces deviennent très répandues. Cette observation, tout en situant la population de Marmettes de Brünnich dans le contexte de la communauté du détroit de Lancaster, n'explique pas le degré particulier de réussite de la reproduction de cette espèce ; c'est pourquoi nous devons examiner les formes spécifiques de son adaptation par rapport à l'écosystème dont elle fait partie.

La supériorité numérique de la marmette sur les autres espèces d'oiseaux de mer du même niveau trophique (fulmar, mouette, guillemot, Sterne arctique) est plus facile à comprendre lorsqu'on examine la théorie avancée par Diamond (1978) pour expliquer l'abondance relative des espèces d'oiseaux de mer nichant dans les îles océaniques tropicales. Il a montré que la taille de leur population était en corrélation positive avec l'aire d'alimentation, probablement parce que les oiseaux qui vont le plus loin disposent, en théorie, de réserves alimentaires plus importantes. Cette hypothèse s'applique aux espèces du détroit de Lancaster, surtout si l'on modifie le concept de Diamond pour englober non seulement l'étendue d'eau, mais aussi le volume d'eau dont dispose chaque espèce (tableau 85). Même si la Marmette de Brünnich et le Fulmar boréal s'alimentent probablement sur une superficie d'eau semblable, le volume dont disposent les marmettes, qui plongent jusqu'à des profondeurs de

plus de 20 m, est de beaucoup supérieur à celui dont disposent les fulmars, qui s'alimentent en surface. L'hypothèse de Diamond ne prédit toutefois que l'ordre du rang de l'abondance des différentes espèces et n'aide pas à expliquer la prédominance grandissante des marmettes à mesure que l'on quitte les eaux boréales pour se diriger vers celles de l'Arctique supérieur (figure 120).

Tableau 85
Volume potentiel d'eau disponible pour l'alimentation des espèces se reproduisant dans l'île Prince-Léopold, pendant la période d'élevage

Espèces	Rayon maximal de l'aire d'alimentation* (*A*, km)	Profondeur de plongée † (*B*, m)	Indice de volume (*A* x *B*)
Marmette de Brünnich	100	20	2000
Fulmar boréal	250	1	250
Mouette tridactyle	60	1	60
Guillemot noir‡	5	15	75

* D'après nos propres observations.
† D'après nos propres observations et celles de Belopol'skii, 1957.
‡ Les guillemots se nourrissant surtout sur le fond, l'indice calculé du volume exagère probablement le volume réel dont ils disposent pour s'alimenter.

Dans les parties sud de son aire de dispersion de l'Atlantique, la Marmette de Brünnich est sympatrique avec plusieurs autres espèces d'alcidés piscivores : le Macareux moine, le Gode et la Marmette commune. L'absence de ces compétiteurs éventuels dans l'Arctique supérieur, où la majorité de la population mondiale de Marmettes de Brünnich est rassemblée, permet peut-être à celles-ci de se nourrir d'une plus grande gamme de proies et, par conséquent, de conserver une niche alimentaire plus générale qu'elles ne le pourraient à des latitudes inférieures. Dans ce contexte, le fait que le genre *Uria* se trouve au centre de l'échelle des piscivores dans une analyse du poids du corps en fonction des rapports largeur/ouverture toute grande du bec des alcidés pourrait être important. De plus, la Marmette de Brünnich a une langue plus large et plus charnue et plus de denticules palatales que la Marmette commune, caractéristiques associées à la préhension de crustacés (Bédard, 1969). Spring (1971) a soutenu que la Marmette de Brünnich, comparativement à la Marmette commune, possède plusieurs autres caractéristiques morphologiques qui lui permettent de passer facilement d'un régime de poissons à un régime de crustacés. Ces observations indiquent que la Marmette de Brünnich, comparativement aux autres alcidés, est adaptée à un régime alimentaire généralisé, ce qui peut contribuer à sa supériorité numérique au sein de la communauté des oiseaux de mer arctiques.

La rareté d'espèces propre aux écosystèmes arctiques a été indifféremment attribuée à l'immaturité de ces écosystèmes (durée d'existence), à leur instabilité climatique et à leur faible productivité (Dunbar, 1960, 1970 ; Pianka, 1966). Les écosystèmes simples ont toujours été considérés comme fondamentalement moins stables que les complexes (Elton, 1958, 1966), mais cette opinion a récemment été mise en doute (May, 1973 ; Webber, 1974). En pratique, si l'instabilité de facteurs climatiques ou d'autres facteurs physiques entraîne une faible diversité d'espèces, on peut prévoir une relation apparente entre l'instabilité des populations animales et la faible diversité des espèces.

L'hypothèse de la productivité ne peut pas être facilement appliquée à des gradients latitudinaux dans la diversité des communautés d'oiseaux de mer, car la productivité des écosystèmes marins est surtout déterminée par la

disponibilité des substances nutritives minérales (Dugdale, 1976 ; Lorensen, 1976). Les ressources alimentaires dont disposent les oiseaux de mer arctiques en été semblent excéder celles disponibles à des latitudes inférieures, puisque la biomasse totale d'oiseaux par unité de surface marine est aussi élevée dans l'Arctique que dans la plupart des eaux tempérées.

Nous avons déjà examiné les preuves que la disponibilité de nourriture varie d'une façon imprévisible pendant la saison (Chapitre V, section 4.7). Nos études à l'île Prince-Léopold indiquent que, même si la taille des populations reproductrices d'oiseaux de mer restait remarquablement constante, les conditions de la reproduction variaient considérablement d'une année à l'autre. En 1978, la glace de mer n'est pas complètement disparue du détroit de Lancaster au cours de l'été, et il est probable qu'aucune jeune marmette n'a pu survivre et quitter le détroit de Lancaster pour se rendre dans les quartiers d'hiver du sud-ouest du Groenland et de Terre-Neuve (Nettleship *et al.*, 1980*b*). La distinction importante qu'il faut faire entre la situation du détroit de Lancaster et les conditions régnant dans des climats plus tempérés n'est pas nécessairement que les fluctuations climatiques sont plus fortes, bien qu'elles puissent l'être, mais que leurs conséquences sur l'écosystème marin sont plus marquées. Une perturbation qui causerait simplement une mauvaise saison de reproduction à de plus basses latitudes pourrait rapidement causer un désastre dans une région située près des limites de la viabilité des systèmes biologiques.

Les oiseaux pélagiques piscivores qui attrapent leur proie à la suite d'une longue poursuite sous l'eau (dans l'hémisphère Nord : les marmettes et autres alcidés ; dans l'hémisphère Sud : les pingouins sphénisciformes et les pétrels plongeurs *Pelecanoides*) ne se retrouvent pas dans les eaux tropicales, cependant que des oiseaux plongeurs et se nourrissant en surface y abondent. Selon Diamond (1978), ce phénomène est peut-être causé par l'abondance de gros poissons prédateurs sous les tropiques. Si une telle hypothèse est vraie, la situation semble refléter les valeurs relativement adaptatives de l'homéothermie et de la poïkilothermie dans différents régimes climatiques. Les oiseaux et mammifères (phoques, baleines) sont probablement délogés par les poissons en eaux plus chaudes. Dans les régions polaires, la situation est inverse, les oiseaux et les mammifères dominant leur niveau trophique, et la majorité des poissons étant plus petits et s'alimentant directement de plancton.

La faible diversité des espèces d'oiseaux observée dans le détroit de Lancaster se reflète également dans les espèces de poissons ; seulement 30 espèces ont été relevées (McAllister et Hunter, 1979) dans le détroit de Lancaster, comparativement aux 86 espèces connues de l'ouest du Groenland (Hildebrand, 1948). La morue arctique est l'espèce la plus importante, tant en nombre qu'en biomasse. Elle constitue le principal aliment des Marmettes de Brünnich et des jeunes mouettes et fulmars de l'île Prince-Léopold. Bradstreet (1976) a découvert que, en biomasse, cette espèce était l'organisme le plus important du régime alimentaire des trois espèces du détroit de Lancaster en juillet et en août. Elle formait également la majeure partie du régime des marmettes et des Guillemots noirs collectés à l'extrémité de la banquise côtière pendant la pré-ponte (Bradstreet, 1977) et elle occupe une des premières places dans le régime des phoques (McLaren, 1958 ; Sergeant, 1973) et des baleines (Hay et McClung, 1974) du détroit de Lancaster. En gros, la production totale annuelle de ce poisson dans le détroit de Lancaster et les eaux adjacentes est de 400 000 tonnes métriques (J.G. Hunter, cité par Milne et Smiley, 1978).

L'examen du contenu stomacal des morues arctiques rapportées aux jeunes marmettes de l'île Prince-Léopold montre que le poisson s'était nourri d'une

variété de crustacés et d'autres espèces de zooplancton. Au printemps, la morue arctique se nourrit apparemment du phytoplancton vivant sur la face inférieure de la glace de mer (Andriyashev, 1970). La position dominante de la morue arctique à un niveau trophique intermédiaire (figure 121) signifie que la majeure partie de la production biologique du détroit de Lancaster atteignant le sommet de la chaîne alimentaire est canalisée par cette seule espèce, lui donnant ainsi un rôle pivot dans l'ensemble de l'écosystème marin.

L'importance de la morue arctique dans le régime alimentaire de tous les oiseaux piscivores se reproduisant dans l'île Prince-Léopold soulève la possibilité d'une concurrence interspécifique pour la nourriture. Les résultats de nos relevés aériens ont montré que toutes les espèces avaient tendance à s'associer dans leur aire d'alimentation, les associations étant plus étroites entre le fulmar et la mouette et entre la marmette et le guillemot (Nettleship et Gaston, 1978).

La compétition éventuelle entre les marmettes se nourrissant à des profondeurs allant jusqu'à 20 m et les mouettes et les fulmars se nourrissant en surface est limitée. Il semble plus logique qu'elles soient en compétition avec le Guillemot noir, mais l'analyse des aliments rapportés aux jeunes Guillemots noirs de l'île Prince-Léopold a montré que la plupart des taxons habituels (*Gymnelis*, *Liparis*, *Triglops*) étaient des organismes benthiques, probablement attrapés en eau peu profonde (Nettleship, à paraître). Au printemps et au début de l'été, les Guillemots noirs fréquentent souvent les fissures étroites et les chenaux de la banquise côtière (Bradstreet, 1979 ; la présente étude également), tandis que les marmettes y sont rarement observées. Les guillemots, qui ont une charge alaire moindre, sont apparemment capables de prendre leur envol dans des situations où la marmette en serait incapable.

L'alimentation des oisillons de marmettes, de mouettes et de fulmars se recoupe beaucoup plus à l'île Prince-Léopold que celle des marmettes et des Guillemots noirs (tableau 86). L'alimentation des Guillemots noirs à l'île Prince-Léopold est peut-être influencée par le milieu compétitif engendré par

Tableau 86
Comparaison généralisée des aliments rapportés aux jeunes oiseaux de mer à l'île Prince-Léopold, en juillet et en août (les valeurs données sont des pourcentages du poids frais total rapporté ; la taille des échantillons est le nombre de repas analysés)

Taxon de la proie	Fulmar boréal (N = 50)	Mouette tridactyle (N = 13)	Marmette de Brünnich (N = 134)	Guillemot noir (N = 58)
Poisson				
Boreogadus saida	37,4	93,0	88,2	3,7
Triglops spp.	-	-	11,3	3,6
Gymnelis viridis	-	-	-	47,7
Liparis spp.	-	-	-	19,6
Autres (non identifiés)*	54,8	-	-	-
Total	92,2	93,0	99,5	74,6
Crustacés	7,8	7,0	0,5	24,9
Autres	-	-	-	0,5

* Probablement presque tous des *Boreogadus saida*.

la présence d'une population beaucoup plus considérable de marmettes. Il serait intéressant d'examiner le régime des guillemots dans les régions à l'extérieur de l'aire d'alimentation des marmettes, comme ceux se reproduisant à la grande colonie près de la pointe Skruis, sur la côte nord de l'île Devon (Nettleship, 1974).

L'île Prince-Léopold est unique parmi les colonies de l'Arctique supérieur canadien, car elle abrite quantité d'oiseaux de cinq espèces différentes en proportions très similaires à celles de l'ensemble de la région du détroit de Lancaster (tableau 83). Dans le reste de l'Arctique canadien, la plupart des colonies ne se composent que d'une ou deux espèces d'oiseaux de mer. La majorité des Fulmars boréaux se reproduisent dans des colonies qu'ils sont seuls à occuper, les plus grandes étant à la baie Baillargé, aux caps Liddon, Searle et Vera, et à l'inlet Hobhouse. Aucune de ces colonies n'est située sur des falaises propres aux marmettes ou aux mouettes : la majorité des aires de reproduction du fulmar se trouvent sur de vastes arêtes rocheuses ou sur des talus inclinés semblables à ceux qu'il occupe à l'île Prince-Léopold (Linton et Nettleship, 1977). L'association des mouettes avec les Marmettes de Brünnich, au cap Hay et au cap Graham Moore (île Bylot) et à l'île Coburg, semble naturelle puisque les deux espèces utilisent des types semblables d'arêtes rocheuses pour se reproduire. Ces colonies n'offrent cependant pas de corniches propres à la reproduction du fulmar, probablement parce qu'elles sont trop étroites et petites. Un petit nombre de Guillemots noirs nichent en association avec toutes les autres colonies majeures d'oiseaux de mer, de même que sur presque toute la côte du détroit de Lancaster et du détroit de Barrow, mais leurs rassemblements n'ont pas l'ampleur de ceux observés à l'île Prince-Léopold.

La présence d'aires de reproduction propres aux quatre espèces fréquentant l'île Prince-Léopold est sans conteste un facteur déterminant de la composition multispécifique de la colonie. Il serait utile de chercher un certain avantage adaptatif positif découlant de l'association des diverses espèces à cet endroit, mais rien ne vient prouver que la protection contre les prédateurs était accrue ou que l'alimentation interspécifique était améliorée chez l'une ou l'autre des quatre espèces. Nous en concluons donc simplement que le type de sites de reproduction disponibles à l'île Prince-Léopold et les conditions d'alimentation dans les eaux adjacentes s'associent pour répondre aux besoins des quatre espèces.

Des facteurs importants déterminant l'emplacement de la colonie de Marmettes de Brünnich à l'île Prince-Léopold peuvent ressortir de l'examen de la position de cette colonie et d'autres colonies de marmettes de l'Arctique supérieur. Située à la jonction du détroit de Lancaster, du détroit de Barrow et de l'inlet Prince-Régent, la colonie de l'île Prince-Léopold dispose d'une zone d'eau libre s'étendant sur au moins 60 km dans un arc de 270°. Cette position donne aux oiseaux une plus grande superficie d'eau où ils peuvent s'alimenter, contrairement à une colonie qui serait située à mi-chemin le long d'une côte rectiligne, et leur offre également d'autres aires d'alimentation si certaines parties de la région viennent à s'englacer. En hiver, on trouve régulièrement une vaste polynie près de l'île et une lisière de glace fixée reste souvent stable entre le cap Clarence et la côte sud de l'île Devon en mai et juin.

Par rapport aux étendues d'eau environnantes, la situation géographique de la colonie de l'île Prince-Léopold ressemble beaucoup à celle des colonies de marmettes du détroit de Digges, les plus grandes de l'Arctique canadien (Tuck, 1961), qui sont situées dans le coin nord-est de la baie d'Hudson. Les colonies situées sur des îles plus au large, comme celle de l'île Akpatok dans la baie d'Ungava ou celle de l'île Coburg, sont encore plus avantagées sous le

rapport de l'étendue d'eau totale dans un rayon donné. Rien ne prouve que l'étendue d'eau immédiatement adjacente à l'Île Prince-Léopold était une aire d'alimentation particulièrement importante, puisque les denses rassemblements d'oiseaux observés à proximité semblaient habituellement au repos. Toutefois, au cap Hay, des relevés effectués par Johnson *et al.* (1976) indiquent que de nombreux oiseaux se nourrissent près de la colonie, qui peut être située près d'une aire d'alimentation particulièrement riche.

2. Causes et conséquences de la vie en colonie des Marmettes de Brünnich

La répartition des colonies de Marmettes de Brünnich dans l'Arctique supérieur soulève la question de savoir pourquoi elles sont si rares mais d'une taille si importante. Ainsi, dans l'ouest du Groenland et au Labrador, on trouve de vastes colonies de plus de 10 000 couples de même que de nombreuses colonies plus petites de centaines et de milliers de couples. Même s'il est facile d'imaginer que l'Île Prince-Léopold constitue l'emplacement le plus approprié à une colonie dans le détroit de Barrow et l'ouest du détroit de Lancaster, il est difficile de croire qu'il n'y ait pas dans le reste de la région un emplacement où même un seul couple de marmettes pourrait se reproduire. Comme Krebs (1978) l'a souligné, le recours à un raisonnement causal (p. ex., << les marmettes sont adaptées à la reproduction en colonie >>) est insatisfaisant, car il soulève la question première de savoir pourquoi les marmettes sont grégaires.

Les raisons invoquées pour expliquer l'importance adaptative de la reproduction en colonie chez d'autres oiseaux de mer (Kruuk, 1964 ; Lack, 1968) ne prévoient pas que des rassemblements de dizaines de milliers d'oiseaux soient plus avantageux que des rassemblements de centaines d'oiseaux. Des rangées très serrées de marmettes sur de vastes saillies rocheuses assurent une protection contre les goélands prédateurs, mais de tels rassemblements sont discontinus dans les limites de la colonie. Rien ne laisse supposer qu'un groupe de 20 oiseaux se reproduisant côte à côte loin de la colonie serait plus vulnérable que s'il se trouvait au sein de la colonie, notamment parce que les marmettes n'ont pas un comportement agressif pour décourager les prédateurs. Tout avantage procuré par la présence d'autres oiseaux pour détecter les prédateurs (Powell, 1974) devient négligeable au sein d'une très vaste colonie. De plus, les grandes colonies attirent leur propre complément de prédateurs permanents qui posent une menace constante. En outre, le rassemblement de grands nombres de congénères au même endroit, y compris les nombreux oiseaux non reproducteurs, doivent épuiser les ressources alimentaires près de la colonie.

Nous avons déjà examiné la possibilité que les grandes colonies servent de << centres d'information >> permettant aux oiseaux de repérer les aires d'alimentation appropriées en suivant jusqu'à la source la trajectoire des oiseaux qui reviennent au site (Chapitre V, section 4). Selon Ward et Zahavi (1973), qui sont les premiers à avoir émis cette idée, la valeur de l'effet du centre d'information dépend de la dispersion et de la prévisibilité des aires d'alimentation. Cet effet devrait être très précieux lorsque les ressources alimentaires fluctuent inopinément et que la distance parcourue est suffisante pour entraîner une consommation d'énergie importante. Ces deux critères sont satisfaits dans le cas de la colonie de l'Île Prince-Léopold.

Si l'effet de centre d'information est un facteur déterminant de la taille des colonies de marmettes, nous pouvons nous attendre que leur taille soit en corrélation négative avec la prévisibilité spatiale des ressources alimentaires des eaux environnantes. Les données pertinentes permettant d'établir une telle comparaison sont habituellement manquantes, mais un aspect de la prévisibilité, la fréquence des crêpes de glace flottantes, peut être

analysé en se basant sur les cartes des glaces disponibles. La comparaison de la taille des colonies avec le manteau glaciel moyen pendant la période d'élevage (seconde moitié de juillet et août) révèle que dans les régions où le manteau glaciel moyen à cette période est de plus de 10 %, seules des colonies de plus de 10 000 couples apparaissent (figure 122, tableau 87).

Tableau 87
Tailles des colonies de marmettes dans l'ouest de l'Atlantique et l'est de l'Arctique canadien, par rapport à la fréquence des glaces dérivantes, pendant la période d'élevage. Les données sur la taille des colonies sont tirées de Brown *et al.* (1975) et celles sur le manteau glaciel de l'*Atlas of Polar Seas* (U.S. Hydrographic Service, 1958)*

Zone et espèces	Nombre total de colonies	Taille de la colonie (ordre de grandeur)					
		1	2	3	4	5	6
Colonies au nord de 60° (*Uria lomvia*)							
Manteau glaciel moyen>0,1	13	0	0	0	0	5	8
Manteau glaciel moyen<0,1	21	0	2	5	7	5	2
Colonies au sud de 60° (*U.aalge* + petit nombre de *U. lomiva*)	26	0	6	8	7	4	1

* En comparant les colonies dans les limites d'un manteau glaciel de 10 % avec celles de l'extérieur, pour les colonies au nord de 60° et ordre de grandeur de 4 et moins et de 5 et plus regroupées, $P<0,001$ (probabilité exacte de Fisher). En comparant les colonies de 60°, mais à l'extérieur de la limite d'un manteau glaciel de 10 %, avec celles au sud de 60°, $chi^2 = 1,22$, df 1, $P>0,2$.

Cette comparaison ne dépend pas uniquement de la latitude, car il n'y a pas de petites colonies dans les régions à latitude relativement faible (60-62°N) du détroit d'Hudson, où le manteau glaciel est très imprévisible ; il y en a cependant jusqu'à 70°N sur la côte ouest du Groenland, qui est gardée libre de glaces par le courant chaud de l'ouest du Groenland. Il importe de noter ici que l'hypothèse du centre d'information ne prédit pas l'absence de plus grandes colonies aux endroits où il peut y avoir de la nourriture. Si la nourriture est abondante mais que les falaises reproductrices appropriées sont rares, il devrait se former quand même de vastes colonies. L'hypothèse prédit toutefois que lorsque l'emplacement des aires d'alimentation subissent des modifications rapides, les individus choisissant de se reproduire en petites colonies sont désavantagés comparativement à ceux se reproduisant en grandes colonies.

Si nous acceptons que l'effet de centre d'information est important pour les marmettes, notamment dans l'Arctique supérieur, et qu'il est un facteur de sélection déterminant de la taille de la colonie, nous pouvons donc faire des hypothèses et des prévisions vérifiables sur le terrain relativement à la formation et au fonctionnement des colonies de l'Arctique supérieur. Pendant les périodes les plus rudes des glaciations du Pléistocène, il n'y avait probablement pas de colonie d'oiseaux de mer dans l'est de l'Arctique canadien, car le manteau glaciel devait rester intact toute l'année (Herman, 1970 ; Arbib, 1972). Il s'ensuit donc que presque toute l'aire de fréquentation de la Marmette de Brünnich dans l'est du Canada a dû être colonisée au cours des 10 000 dernières années.

Pendant la colonisation, l'équilibre des forces sélectives agissant sur le comportement dispersif des marmettes doit avoir été quelque peu différent de celui d'aujourd'hui. Les oiseaux s'établissant loin de leur colonie natale devaient avoir de plus grandes chances de réussir, car pendant longtemps, il y aurait eu des aires appropriées mais sous-peuplées qui s'ouvraient continuellement vers le nord. Pendant cette période, il semble raisonnable de supposer que les jeunes se sont conduits de la même façon que le Fulmar boréal et le Fou de Bassan en Angleterre (Nelson, 1978 ; Dunnet *et al.*, 1979), seul

un petit pourcentage s'établissant pour se reproduire dans leur colonie natale, le reste s'en allant ailleurs. Depuis cinquante ans, ces deux espèces n'ont cessé d'étendre leurs aires de répartition (Fisher, 1966 ; Parslow, 1973). Dans le cas des marmettes, et malgré le fait que toutes les populations étudiées aient une forte tendance à retourner à leur colonie natale (Southern *et al.*, 1965 ; Birkhead et Hudson, 1977*a*), elles semblent conserver la capacité de coloniser de nouvelles régions. La croissance rapide de la population de Marmettes communes à l'Île Funk, au large des côtes est de Terre-Neuve, étudiée par Tuck (1961) pendant les années 1950, pourrait probablement s'être produite avec l'aide des autres populations immigrantes.

Il est possible de poser deux hypothèses au sujet de l'origine de la taille et de la répartition actuelle des colonies dans la région du détroit de Lancaster :

1) les sites qui s'y trouvent ont été les premiers à être colonisés et après leur création, ils ont attiré d'autres immigrants dans la région ; et
2) de nombreuses colonies ont été créées, mais seules quelques-unes ont survécu.

Bien que rien ne prouve qu'il y ait déjà eu beaucoup plus de colonies dans la région, les conditions des glaces ont probablement été beaucoup moins rudes pendant l'hypsithermal post-glaciaire [6000-4000 ans av. J.-C. (Godwin, 1956 ; Flint, 1957)] qu'elles ne le sont maintenant. Par analogie avec la situation de l'ouest du Groenland, nous pourrions donc nous attendre qu'il y ait eu à cette époque beaucoup plus de petites colonies. La détérioration du climat et l'augmentation du manteau glaciel estival auraient par la suite fortement défavorisé la création de nouvelles colonies et, éventuellement, favorisé le passage à de plus grandes colonies, qui auraient abouti aux énormes rassemblements actuels. D'après cette hypothèse, l'origine des colonies de l'Arctique supérieur, comme celle de l'Île Prince-Léopold, peut être attribuée à des conditions qui n'existent plus. En raison de leur taille considérable et de la flexibilité que leur donne l'effet de centre d'information, elles restent dans une situation où la colonisation, qui débuterait inévitablement par de petits rassemblements, serait impossible. Ce phénomène fait d'elles des populations essentiellement reliques, quoiqu'elles n'aient jamais été considérées comme telles.

Trois points découlent des considérations précédentes :

1) Si les conditions actuelles existent depuis la fin de l'hypsithermal, nous pouvons donc prévoir que les populations concernées auront perdu la majeure partie de leur capacité de réaction aux changements des modes normaux de distribution de leurs ressources alimentaires. La raison en est que les individus pouvant avoir tendance à essayer de se reproduire à l'extérieur des colonies existantes auront constamment été refoulés.

2) L'Île Prince-Léopold, qui abrite la colonie la plus à l'ouest du détroit de Parry et qui est soumise aux conditions d'englacement les moins prévisibles, est peut-être la colonie de l'Arctique supérieur la plus vulnérable aux événements qui peuvent perturber la structure actuelle des aires d'alimentation ou aux changements climatiques mineurs.

3) Si la taille de la colonie est un des facteurs déterminant la réussite de la reproduction des individus qui la composent, il s'ensuit qu'il doit y avoir une taille critique, par rapport à la prévisibilité des stocks de nourriture, au-delà de laquelle le rendement reproductif de la colonie descend sous le seuil essentiel à la survie de la population. Dans une telle situation, la colonie entrerait dans une phase de déclin croissant, qui la mènerait à son extinction éventuelle.

Les deux espèces aviennes dont l'extinction a été la plus retentissante depuis deux siècles, soit le Grand Pingouin (*Pinguinus impennis*) et la Tourte

(*Ectopistes migratorius*), se reproduisaient en de vastes rassemblements et étaient extrêmement nombreuses avant la venue de l'homme occidental. Rien ne permet donc de supposer que l'abondance actuelle de la Marmette de Brünnich soit un gage de sa survie dans des conditions changeantes. Sa répartition actuelle en rassemblements massifs dans quelques colonies doit la rendre plus vulnérable qu'une espèce comme le Guillemot noir, qui niche sur la majeure partie des côtes de l'Arctique.

3. Facteurs limitatifs de la population

L'application de la théorie de Diamond (1978) sur les facteurs limitatifs des populations d'oiseaux de mer à l'abondance relative des espèces de la région du détroit de Lancaster dépend de l'hypothèse voulant que les populations soient limitées par la disponibilité de la nourriture pendant la saison de la reproduction, théorie avancée pour les oiseaux de mer par Ashmole (1963) et développée par Rowan (1965). Ils se sont surtout basés sur l'hypothèse que les populations peuvent s'alimenter d'une façon moins efficace pendant la saison de reproduction, car elles sont limitées par l'emplacement de leur colonie. En dehors de la saison de reproduction, toutefois, elles sont libres de suivre les proies importantes là où elles sont le plus abondantes, de nombreuses espèces effectuant des déplacements trans-équatoriaux pour ce faire.

Dans le cas des Marmettes de Brünnich, qui hivernent au nord de la latitude 45°N dans des régions où le mauvais temps est un phénomène normal plutôt qu'exceptionnel et où la lumière du jour est limitée pour l'alimentation des oiseaux (Tuck, 1961 ; Salomonsen, 1972), l'idée que la nourriture est plus facile à trouver pendant l'hiver est moins séduisante. Cependant, la période de mortalité chez la Marmette commune (Mead, 1974 ; Birkhead et Hudson, 1977) révèle que la mortalité naturelle chez les adultes est supérieure lorsque le degré de dépendance de la densité est très petit, particulièrement à la suite de conditions météorologiques très extrêmes (Fleming, 1905 ; Tuck, 1961 ; Bailey et Davenport, 1972 ; Bourne, 1976). Ainsi, il est possible qu'il y ait une régulation dépendante de la densité pendant la saison de reproduction.

À en juger par le peu d'informations disponibles, les marmettes se reproduisant en petites colonies semblent habituellement se nourrir dans un rayon de quelques kilomètres de leur site de reproduction (Cody, 1973 ; Wiens et Scott, 1975 ; Ashcroft, 1976 ; Birkhead, 1976a), tandis que celles appartenant à des colonies de plus de 10 000 couples s'alimentent habituellement dans des régions beaucoup plus vastes (Chapitre V, section 4.5). Une situation semblable existe probablement dans les colonies de Fous de Bassan (Nelson, 1978), et ces observations indiquent une corrélation positive entre la taille de la colonie et l'aire d'alimentation.

Si les Marmettes de Brünnich des grandes colonies comme celle de l'île Prince-Léopold franchissent des grandes distances pour s'alimenter, on peut supposer qu'elles maximisent ainsi leur efficacité de ravitaillement, signe que la densité ou l'accessibilité des proies varie dans leur aire d'alimentation. Il est possible d'obtenir une idée de l'ampleur de telles variations à l'aide d'un modèle simple basé sur l'hypothèse que le temps requis pour attraper une seule proie est proportionnel au taux de rencontre et que, dans le cas d'un oiseau chassant dans un espace tridimensionnel, comme le font probablement les marmettes, ce phénomène est inversement proportionnel à la racine cubique de la densité. Le temps dévolu à la capture d'une proie est divisé en deux, soit le temps passé en transit entre la colonie et l'aire d'alimentation (T) et le temps réel consacré à la capture d'une proie dans l'eau (t).

Le rapport de densité des proies de deux aires d'alimentation (D_2/D_1), situées à des distances différentes de la colonie (L_1 et L_2, où $L_2 > L_1$)

mais aussi avantageuses l'une que l'autre, peut être prévu à l'aide de la formule [1] (annexe 27) :

$$[1] \quad \frac{D_2}{D_1} = \left[\frac{t_1}{t_1 + (NL_1 - NL_2)/S} \right]^3$$

S étant la vitesse de vol en kilomètres par heure et N le nombre d'allers-retours par jour.

Dans le cas extrême, où l'emplacement le plus rapproché est immédiatement adjacent à la colonie, $L_1 = 0$, et :

$$[2] \quad \frac{D_2}{D_1} = \left[\frac{t_1}{t_1 - (NL_2)/S} \right]^3$$

À partir de la formule [2], nous pouvons calculer la densité minimale des proies par rapport à la densité près de la colonie, qui rendrait avantageux pour les oiseaux de franchir une distance donnée. Les courbes de la figure 123 illustrent le rapport (D_2/D_1), où $t_1 = 10$ h/j, ce qui correspond probablement au temps réel disponible pour le ravitaillement pendant l'incubation et l'élevage des oisillons, les membres des couples reproducteurs se relayant toutes les douze heures et jouissant de deux heures pour socialiser, se toiletter et se reposer. Pendant la période d'incubation, les oiseaux effectuent probablement un seul voyage dans l'aire d'alimentation par jour, de sorte que le temps de déplacement (T_2) a été estimé à l'aide de la formule [3] :

$$[3] \quad T^2 = \frac{2L_2}{S} \text{ h}$$

Pendant la période d'élevage, nous avons posé comme hypothèse que chacun des parents se rendait deux fois par jour dans l'aire d'alimentation, doublant ainsi T_2.

Étant donné la nécessité de retourner à la colonie dans les douze heures, le temps de déplacement impose une limite maximale à l'aire d'alimentation des marmettes à mesure que s'écoule la période totale disponible pour le ravitaillement. D'après les hypothèses décrites ci-dessous, cette limite serait de 350 km pendant l'incubation et de 175 km pendant le nourrissage des oisillons. Les aires d'alimentation observées se trouvaient à l'intérieur de ces limites dans le cas des colonies de l'Île Prince-Léopold (Chapitre V, section 4.5).

La forme hyperbolique de la courbe de la figure 123 signifie que la différence de densité des proies nécessaire pour qu'il soit avantageux pour les oiseaux de s'éloigner de la colonie augmente en fonction de la distance franchie. Ainsi, un rapport de densité de 2,7 est suffisant pour que soit valable un voyage à 50 km de la colonie pendant la période d'élevage ; mais il faudrait un rapport de 4,6 pour qu'il vaille la peine de franchir encore 50 km, soit atteindre jusqu'à 100 km. Étant donné les contraintes apparentes imposées par les besoins d'une jeune marmette, il est peu probable que l'aire d'alimentation normale de la Marmette de Brünnich dépasse 140 km pendant la période d'élevage. Si la distance maximale d'approvisionnement des marmettes pendant cette période atteint une limite imposée par la nécessité de conserver un taux donné de ravitaillement de leurs petits et si la grosseur des aliments qui peuvent être transportés est similaire dans toutes les populations, la taille de la colonie devrait être liée à l'étendue d'eau disponible et à la

densité des proies dans le rayon d'alimentation. Nous pouvons élargir le modèle décrit brièvement ci-dessus pour examiner ces relations et leurs conséquences.

Nous supposons tout d'abord que le rayon d'alimentation de la colonie sera lié au nombre d'oiseaux qui la fréquente (N) et à la densité moyenne des proies (D) dans les eaux environnantes. Pour une densité moyenne donnée de proies, l'aire d'approvisionnement des membres de la colonie devrait être égale à $N \cdot a$, où a est une constante représentant la région nécessaire pour répondre aux besoins alimentaires d'un seul oiseau. Si la colonie est située dans une petite île et entourée de partout de mers s'étendant jusqu'à la limite de l'aire d'alimentation, la distance maximale d'approvisionnement (F) peut alors être calculée par la formule [4] :

$$[4] \qquad F = (N \cdot a/\pi)^{1/2}$$

Pendant la période d'élevage, alors que chaque parent se rend deux fois par jour dans l'aire d'alimentation, le temps maximal consacré aux déplacements par un couple pendant 24 heures (T) se calcule d'après la formule [5] :

$$[5] \qquad T = \frac{2VF}{S} = \frac{2V \cdot (N \cdot a/\pi)^{1/2}}{S} \quad \text{(h)}$$

où V est le nombre total de visites d'approvisionnement par oisillon par jour. Si nous attribuons deux heures à chaque parent pour se reposer, se toiletter et se livrer à d'autres activités d'entretien, le temps d'approvisionnement minimal disponible (t) se calcule alors par la formule [6] :

$$[6] \qquad t = 20 - T = 20 - \left[\frac{2V \cdot (N \cdot a/\pi)^{1/2}}{S}\right]$$

À l'aide de la formule [6] et en remplaçant a par une valeur arbitraire, nous pouvons calculer le pourcentage de temps disponible pour l'approvisionnement des oiseaux de colonies de différentes tailles (figure 124). Nous pouvons supposer que, dans des conditions de stabilité à long terme, les colonies atteindront une taille où les déplacements supplémentaires entraînés par l'augmentation de la population seront contrebalancés par la diminution des oisillons réussissant à s'envoler ou survivant à leur envol, diminution résultant de l'incapacité des parents à ravitailler suffisamment leurs oisillons. Dans le cas de la valeur a utilisée à la figure 124 (0,1 km^2), la limite maximale théorique de la population est d'environ un million de couples, car à ce niveau, le temps consacré aux déplacements occupe les 20 heures disponibles. La courbe prédit également que les oiseaux d'une colonie de la grosseur de l'Île Prince-Léopold passeront environ 25 % de leur temps à voyager, ce qui équivaut à un rayon d'alimentation de 44 km.

Un effet intéressant provenant de la forme convexe de la courbe de la figure 124 est qu'une réduction de la taille des grandes colonies aura un impact supérieur sur l'aire d'alimentation qu'une diminution semblable dans de petites colonies. Il en résulte un taux de récupération lié à la densité qui devrait être plus efficace dans une grande colonie que dans une petite.

L'hypothèse d'une densité constante de proies dans les aires d'alimentation des colonies de tailles ou d'emplacements géographiques différents est nettement incorrecte si nous supposons que toutes les colonies ont atteint une taille d'équilibre. En supposant que le temps

d'approvisionnement (t) est inversement proportionnel à la racine cubique de la densité des proies (D), nous pouvons modifier l'équation [6] pour incorporer les différentes densités relatives. Les différences de densité des proies touchent non seulement le temps d'approvisionnement, mais également l'étendue d'eau qui peut subvenir aux besoins d'un seul oiseau (a), et D apparaît donc deux fois dans l'équation [7] (annexe 28).

$$[7] \qquad N = \pi \left\{ \frac{20S}{2V}\left[1 - \frac{1}{(D_X)^{1/3}}\right] \right\}^2 \cdot \frac{(D_X)^{1/2}}{a_1}$$

À l'aide de l'équatior [7], nous pouvons construire une courbe liant la taille des colonies à la densité des proies dans les eaux environnantes (figure 125). Une des caractéristiques les plus remarquables de la courbe ainsi obtenue est que la densité des proies a relativement peu d'impact sur la taille de la colonie jusqu'à environ 10 000 couples. Même un décuplement atteignant 100 000 couples n'entraîne qu'un doublement de la densité des proies, différence très légère comparée aux écarts connus de productivité dans les différentes régions marines (Lorenzen, 1976 ; Trenter, 1976 ; Brown, 1980). Même si ce modèle est très grossier et pose un certain nombre d'hypothèses arbitraires, la forme générale de la courbe est probablement assez correcte.

Si tel est le cas, elle sert en partie à expliquer la rareté de petites colonies de marmettes, sauf dans les régions perturbées par l'homme, car la densité des proies suffisant aux besoins de quelques oiseaux se rapproche beaucoup de celle nécessaire à des milliers. La courbe indique également une limite d'environ un million de couples à la taille des colonies, chiffre assez près de la taille limite observée dans les colonies actuelles (Brown *et al.*, 1975).

La conjugaison des hypothèses que la taille d'une colonie est limitée par l'augmentation de son aire d'alimentation et que seules les grandes colonies sont viables dans l'environnement arctique imprévisible résoud le problème de l'imprévisibilité spatiale grâce à l'effet de centre d'information et engendre des prévisions plutôt complexes. Une diminution de la taille de la colonie devrait entraîner une plus grande disponibilité des proies pour les oiseaux qui y restent, mais une réaction plus lente aux déplacements des aires d'alimentation. La modélisation mathématique devient très spéculative à ce stade, car il n'y a aucun moyen, à l'heure actuelle, de quantifier la valeur de l'effet de centre d'information ou la manière dont elle se rapporte à la taille de la colonie. Nous pouvons toutefois prédire qu'à mesure que la taille des colonies diminue dans les régions où l'effet de centre d'information est important, le taux d'approvisionnement des oisillons deviendra plus intermittent.

La figure 126 présente un résumé des interactions de l'épuisement des ressources alimentaires et de l'effet de centre d'information. Quelle que soit la nature exacte de la relation, qui est probablement unique pour chaque colonie, il y a sans doute une amplitude de la taille viable d'une colonie. Dans des conditions naturelles, il devrait y avoir des colonies à la limite supérieure de cette amplitude, sauf après des périodes de mortalité catastrophique. La diminution des populations devrait mener d'abord à une réaction inverse liée à la densité grâce à une augmentation du rendement reproductif. Toutefois, si la vitesse de la baisse est trop rapide pour être inversée par ce processus et que la taille de la colonie tombe sous le seuil de viabilité, la diminution devrait se poursuivre à une vitesse croissante.

Un mécanisme lié à la densité et touchant le rendement reproductif d'une façon plus évidente que le supposé épuisement des stocks de nourriture peut être discerné dans les effets des caractéristiques du site de reproduction sur

la prolificité. La majeure partie des différences observées dans le rendement reproductif des couples de marmettes de l'Île Prince-Léopold pourrait être attribuée à des différences physiques des sites de reproduction (Chapitre III). En supposant qu'il y ait compétition pour les sites les plus appropriés, une réduction de la population devrait entraîner une hausse du pourcentage de couples pondant des oeufs dans des sites de bonne qualité et, par conséquent, une augmentation de la réussite générale de la reproduction de cette population. Toutefois, après une chute brusque et prolongée de la population d'une colonie de Marmettes communes à l'île Skomer (pays de Galles), les oiseaux restants n'ont pas adopté le type de comportement reproducteur qui aurait donné les meilleurs résultats (Birkhead, 1977a). Ce comportement a été attribué à l'inertie des oiseaux qui, après s'être établis dans un site, ne se sont pas déplacés malgré la disponibilité de meilleurs sites. Si le mécanisme dépend d'adaptations réalisées par les modes d'établissement des jeunes oiseaux, la réorganisation prendra un certain temps à se produire en raison du faible taux de renouvellement.

La thèse selon laquelle la régulation des populations de Marmettes de Brünnich dépend de mécanismes liés à la densité déterminant le rendement reproductif semble être contredite par les degrés de réussite de la reproduction relevés à l'Île Prince-Léopold, où chaque couple a eu, en moyenne, 0,75 oisillon par année entre 1975 et 1977. Ce degré de réussite semble être plus qu'adéquat pour maintenir la population reproductrice, mais la mortalité immédiatement postérieure à l'envol est élevée (Chapitre III, section 4.4) et pourrait bien être liée à la condition des oisillons lorsqu'ils quittent les falaises, condition qui, comme nous l'avons soutenu, peut être fonction de la densité. Le type d'informations nécessaires à une analyse des facteurs-clés de la dépendance vis-à-vis de la densité chez la Marmette de Brünnich ne sera probablement pas disponible avant longtemps en raison des difficultés posées par le dénombrement de l'ensemble de la population et de la détermination de la période de mortalité. Toutefois, si la régulation liée à la densité résulte des adaptations du rendement reproductif, une telle compensation prendra de nombreuses années à se produire en raison du faible taux de renouvellement et de la maturité différée.

4. Stratégie d'envol des Marmettes de Brünnich

L'hypothèse que le temps de déplacement impose une contrainte à la taille de la colonie mène à la supposition qu'il doit s'exercer une pression constante de sélection sur la population pour minimiser les effets de ce temps de déplacement. Il existe plusieurs types d'adaptation permettant de réduire cette contrainte : 1) l'augmentation de la vitesse de vol, 2) l'augmentation de la quantité de nourriture qui peut être rapportée à l'oisillon, et 3) la diminution des besoins alimentaires de l'oisillon.

La gamme des vitesses de vol en palier des oiseaux n'est pas très grande (Pennycuik, 1969), d'où le peu de possibilités d'améliorations de ce côté. Les vitesses-sol réelles sont vraisemblablement un compromis entre la vitesse maximale et la vitesse la plus économique pour couvrir la distance, en fonction des dépenses énergétiques (Tucker, 1968). Les Marmettes de Brünnich volent certainement beaucoup plus vite en palier que les mouettes ou les fulmars, probablement en partie à cause de leur forte charge alaire.

La grosseur du corps et la charge alaire des marmettes doivent représenter un compromis entre les dimensions optimales d'un piscivore plongeur et la charge alaire maximale possible sans sacrifier la possibilité de vol, possibilité abandonnée par les pingouins et une espèce maintenant disparue, le Grand Pingouin, oiseaux dont le comportement alimentaire ressemble à celui des marmettes. L'adaptation des marmettes à une très forte charge alaire a

inévitablement réduit leur capacité de transporter un poids supplémentaire et, par conséquent, limité leur capacité de ravitaillement des oisillons. La quantité de nourriture transportée en un seul voyage par les adultes nourrissant les petits est plus réduite, proportionnellement au poids du corps, pour les plus grands alcidés (*Uria*, *Alca*) que pour les plus petits (Cody, 1973). Dans le cas de plus gros corps, cela n'est peut-être qu'un simple effet allométrique de sélection.

Les oisillons peuvent s'adapter à une diminution de leur nourrissage en réduisant leur taux de croissance on en développant la capacité de s'envoler à un poids inférieur. Le genre *Uria*, dont les oisillons s'envolent à 20-25 % du poids d'un adulte (deux à trois fois le poids frais d'un oeuf), a une stratégie d'envol intermédiaire entre l'alque très précoce du genre *Endomychura* et *Synthliboramphus*, et les stratégies semi-précoces du Macareux moine, du Guillemot noir et de la plupart des autres alcidés, dont les jeunes s'envolent lorsqu'ils ont presque atteint le poids d'un adulte. La plupart des auteurs s'entendent sur le fait que la marmette a adopté cette stratégie d'envol parce que les adultes sont incapables d'amener leurs oisillons à un poids adulte sur le site de reproduction (p. ex., Greenwood, 1964 ; Lack, 1968 ; Sealy, 1972 ; Cody, 1973 ; Scott, 1973 ; Birkhead, 1977*b*). Nous croyons que cette adaptation, qui est un sous-produit de l'efficacité accrue de l'adulte quant à l'approvisionnement, constitue une stratégie classique de sélection-*K*, réduisant le degré de réussite de la reproduction pour augmenter la survie des adultes.

La réduction du temps consacré au ravitaillement des oisillons, rendue possible grâce à la stratégie d'envol de la Marmette de Brünnich, est démontrée par une comparaison avec un autre piscivore plongeur, le Cormoran à aigrettes (*Phalacrocorax auritus*). Chez cette espèce, les parents doublent leur effort d'approvisionnement pendant la période d'élevage en vue de subvenir aux besoins de leur couvée de trois à quatre oisillons (Dunn, 1975). Par contre, malgré les hypothèses plutôt optimistes avancées au Chapitre IV, section 4.3, il semble que, pendant l'élevage, les parents marmettes n'ajoutent pas plus de 20 % à leurs efforts d'approvisionnement normal.

Les pressions de sélection en vue d'un comportement précoce chez les oisillons deviennent plus fortes à mesure que la taille de la colonie augmente, en raison du temps supérieur consacré aux déplacements. Dans des conditions arctiques, où seules les très grandes colonies parviennent à survivre, les pressions en vue d'un envol précoce sont donc particulièrement aiguës. Certains des facteurs qui sont importants dans l'évolution de la stratégie d'envol des marmettes sont résumés à la figure 127.

Les stratégies ontogénétiques de sélection-*K* sont répandues chez la plupart des oiseaux de mer s'alimentant au large des côtes, et qui passent beaucoup de temps à se déplacer entre les aires d'alimentation et les sites de reproduction (Lack, 1968). Parmi les espèces se nourrissant en surface et les oiseaux plongeurs, qui passent le plus clair de leur temps d'approvisionnement en vol, l'envol précoce est toutefois impossible parce que les oisillons incapables de voler ne pourraient pas accompagner leurs parents. Bon nombre de ces oiseaux ont plutôt prolongé leurs périodes d'emplumement, ce qui a amené les adultes à transporter des charges alimentaires importantes ; cette stratégie a été poussée à l'extrême chez les procellariiformes.

L'adoption de la stratégie de sélection-*K* en réaction à des conditions climatiques imprévisibles semble à certains égards contredire les idées acceptées sur les conditions de la sélection-*K*. Toutefois, ce phénomène devrait se produire d'une façon plus intense lorsque les possibilités de reproduction sont imprévisibles mais que la survie des adultes est élevée (Schaffer, 1974). Si la variation observée du poids des oisillons au moment de

l'envol se reflète par un taux de survie très différent d'une année à l'autre, la Marmette de Brünnich répond donc probablement à cette condition.

5. Structure de la colonie

Un thème qui est revenu souvent pendant nos recherches était l'étendue et l'importance de la diversité au sein de la colonie, tant au niveau du comportement, de la réussite de la reproduction, de la grosseur et de la couleur des oeufs, que dans les taux de nourrissage et de croissance des oisillons. Il importait d'établir les limites de la variabilité au sein de la colonie avant d'essayer d'interpréter nos résultats ou de les généraliser. Une colonie de la taille de celle de l'Île Prince-Léopold réunit en quelques kilomètres de falaise une population d'oiseaux qui, s'ils se reproduisaient en solitaires, s'étendraient sur une superficie géographique considérable. Nous pouvons donc nous attendre à des variations entre les différentes parties de la colonie, variations équivalant à celles qui se produisent entre des sous-populations locales d'oiseaux terrestres séparées par de nombreux kilomètres.

Une certaine partie des variations observées sont déterminées par la structure des falaises de reproduction. Les caractéristiques physiques du site de ponte jouent un rôle majeur dans la détermination de la réussite de la reproduction, et puisque certains types de sites ont tendance à être concentrés sur la falaise, il s'ensuit une inégalité locale de la distribution du rendement reproductif. Les effets des différentes caractéristiques des sites sur la réussite de la reproduction se manifestent à différentes périodes du cycle reproducteur, de sorte que les sites particulièrement propices à l'accumulation de neige peuvent être infructueux lors de chutes de neige tardives et subir la perte d'un fort pourcentage de premiers oeufs. Les sites exposés aux goélands prédateurs peuvent être éprouvés pendant toute la saison, mais davantage lorsque les Goélands bourgmestres voisins réussissent à élever des petits ; et les marmettes ayant difficilement accès à la mer peuvent perdre des oisillons au moment de l'envol. Une évaluation réaliste de la valeur relative des différents types de sites ne peut être basée que sur la surveillance de la réussite de la reproduction pendant plusieurs saisons.

Le type de falaise peut également être un facteur déterminant de certains aspects du comportement. Des différences substantielles des rapports entre les dénombrements et les couples reproducteurs d'un secteur d'étude à l'autre donnent à penser que le pourcentage des explorateurs varie. Ceux-ci ont tendance à atterrir sur des corniches larges, loin des oiseaux reproducteurs. Lorsque les corniches sont étroites, ces individus sont incapables d'y rester longtemps sans soulever l'agressivité des occupants, ce qui entraîne des taux élevés d'arrivées et de départs ainsi que de nombreuses interactions agressives.

Les différences des taux de nourrissage et de croissance des oisillons ne devraient pas être affectées par les caractéristiques du site de reproduction et se rapportent probablement aux capacités de ravitaillement des parents, lesquelles sont sans doute déterminées par leur expérience antérieure. Rien n'indiquait que les oiseaux d'une même partie de la colonie avaient tendance à s'alimenter dans la même région. Si, effectivement, les aires d'alimentation sont différentes, les variations locales des taux de nourrissage peuvent se rapporter à des différences dans la structure d'âge des différentes parties de la colonie. Une telle diversité doit survenir lorsqu'un éboulis majeur se produit sur les falaises et rend de nouvelles corniches propices à la colonisation. Ces régions devraient être fréquentées par un fort pourcentage de reproducteurs inexpérimentés formant une cohorte d'âge égal pendant de nombreuses années.

Rien n'est venu confirmer l'hypothèse de Tuck (1961) à l'effet que les jeunes oiseaux inexpérimentés s'établissent en périphérie de la colonie. Cette hypothèse présuppose que les oiseaux se déplacent graduellement vers le centre de la colonie à mesure qu'ils vieillissent, mais les faits observés montrent que les marmettes font preuve d'un degré élevé de sédentarité une fois qu'elles ont réussi à se reproduire. Les jeunes oiseaux occupent vraisemblablement tout site vacant de la colonie, notamment ceux situés près de leur région natale. Les oiseaux désertant souvent, l'année suivante, un site où ils n'ont pu se reproduire, nombre de sites qui sont occupés pour la première fois sont suboptimaux, ce qui aggrave le rendement reproductif généralement faible des marmettes.

La concentration locale de certains types de couleur d'oeuf et de taches est plus facilement explicable si nous supposons qu'elle indique une relation plus étroite que la moyenne entre les oiseaux voisins, laquelle découlerait de la tendance des jeunes oiseaux à retourner près du site où ils ont été élevés. L'ampleur de cet effet génétique et sa répercussion sur des caractéristiques autres que la couleur des oeufs est difficile à juger à partir de nos observations, mais elle ne peut être niée. La relation entre la couleur des oeufs et leur volume indique que la diversité génétique peut s'étendre à des caractéristiques ayant un effet sur la réussite de la reproduction.

Le polymorphisme des oeufs et des oisillons ne peut non plus être relié uniquement à l'identification par les adultes. Les adultes reconnaissent leurs propres oeufs en partie par leur emplacement sur la falaise ; au-delà d'un certain rayon visuel, ils ne peuvent les repérer (Tschanz, 1959). Le fait que des oeufs similaires aient tendance à se retrouver côte à côte réduit de toute évidence l'efficacité du polymorphisme comme signe de reconnaissance visuelle. Le polymorphisme du plumage des oisillons ne se rapporte vraisemblablement pas à la reconnaissance puisque, de toutes façons, la majorité des oisillons se ressemblent et que leur identification est apparemment auditive. Ces variations peuvent plutôt refléter une diversité génétique sous-jacente de la population, qui semble être caractéristique de nombreux oiseaux arctiques dont les labbes (*Stercorarius*) (Davis et O'Donald, 1976), les Oies de Ross (*Anser rossii*) (Williamson, 1957) et les Fulmars boréaux (Fisher, 1952), et également des invertébrés marins arctiques (Dunbar, 1970). Cette hétérogénéité peut être perpétuée par l'instabilité climatique, qui engendre des variations interannuelles énormes des coefficients de sélection des combinaisons de certains gènes, et qui produit des écosystèmes présentant une diversité faible entre espèces, mais élevée au sein d'une même espèce.

La colonie peut donc être considérée comme une mosaïque des différentes configurations des diversités ; les structures de la distribution par âge et de la diversité génétique se rajoutent aux variations préexistantes sur les falaises elles-mêmes et sur les sites de reproduction qu'elles offrent. Cette situation doit être constamment changeante, car certaines parties de la colonie vieillissent, tandis que d'autres sont occupées par de nouveaux reproducteurs. Dans les régions où se trouvent des sites de reproduction particulièrement fructueux, une partie de la population a tendance à partir vers les zones moins appropriées de la colonie, modifiant ainsi la distribution générale des génotypes, et l'accumulation des matières fécales et des restes de nourriture sur certaines corniches peut graduellement modifier leur nature, causant des déplacements de population.

Les processus dynamiques des masses d'eau environnantes devraient modifier constamment l'équilibre du renouvellement et de la mortalité, causant ainsi des fluctuations naturelles des niveaux de populations et modifiant probablement le degré relatif de compatibilité des différents emplacements de la colonie. Dans une perspective évolutive, notre étude de trois ans de la

colonie de l'île Prince-Léopold n'est qu'une fraction infime de la durée de vie d'un tel << superorganisme >>, qui existe probablement depuis plusieurs milliers d'années déjà. Presque toutes les colonies d'oiseaux de mer de l'Atlantique Nord, et peut-être du monde, subissent des changements massifs de population à la suite des activités humaines, et ceux-ci ont pour résultat de masquer les modifications naturelles de la population causées par les changements des écosystèmes marins. Il est triste de constater que même dans une région sauvage aussi éloignée que le détroit de Lancaster, nous ne pouvons plus observer la dynamique naturelle d'une colonie d'oiseaux de mer, car sa population a presque certainement diminué à cause des activités humaines qui ont provoqué une augmentation de la mortalité dans ses quartiers d'hiver (Nettleship, 1977a).

L'examen de l'étude dans son ensemble fait ressortir les relations unissant tous les phénomènes observés. La clé de tout le système réside dans la répartition et l'abondance de la nourriture, influençant chaque trait de la colonie, à partir des événements historiques comme son emplacement et sa taille, en passant par les différences interannuelles des populations d'oiseaux dans la colonie, la période de la reproduction, le poids des adultes, le volume des oeufs et le taux de croissance, jusqu'aux fluctuations quotidiennes de la fréquentation et du taux d'approvisionnement. Malheureusement, nous connaissons très peu de choses sur la distribution et l'abondance de la nourriture, le rôle des réserves alimentaires, dans la plupart des cas, n'étant déduit qu'indirectement.

À cause de l'influence omniprésente des réserves alimentaires sur tous les aspects de la biologie de la reproduction de la marmette, nous ne pouvons étudier un aspect particulier indépendamment d'un autre. Ainsi, la réussite de la reproduction peut être influencée par la disponibilité de la nourriture, par son effet sur la période et la synchronie de la ponte, la proportion d'occupants qui pondent, la grosseur des oeufs, le degré d'agressivité engendrée par la présence d'explorateurs et la croissance des oisillons. Si un pourcentage plus élevé de jeunes oiseaux inexpérimentés se reproduit pendant une année d'abondance de la nourriture dans les sites surtout suboptimaux, il s'ensuivra un rendement reproductif moyen inférieur chez les couples, mais une productivité brute élevée pour la colonie.

Il n'est pas difficile de montrer les relations existant dans un système si intimement lié, mais il est presque impossible d'attribuer une grandeur relative aux différents effets agissant sur un seul phénomène, surtout lorsque le facteur le plus déterminant, la disponibilité de la nourriture, est particulièrement difficile à mesurer. Cette étude nous aura permis de jeter les bases pour mieux comprendre l'écologie de la reproduction des marmettes de l'île Prince-Léopold. Une évaluation réelle des mécanismes régissant le fonctionnement d'une telle colonie nécessite une étude qui intègre la connaissance des événements se déroulant dans la colonie avec une surveillance détaillée des changements dans la distribution et l'abondance des principales proies de la marmette.

6. Résumé

1) Les espèces d'oiseaux de mer du détroit de Lancaster sont peu diversifiées, comparativement aux communautés d'oiseaux de mer vivant à des latitudes inférieures.

2) L'abondance relative d'oiseaux reproducteurs dans l'île Prince-Léopold reflète leur abondance relative dans l'ensemble de la région du détroit de Lancaster, les Marmettes de Brünnich étant les plus nombreuses dans les deux cas. L'abondance relative peut être liée au volume d'eau disponible pour l'alimentation de chaque espèce.

3) La morue arctique est d'une importance majeure dans le régime des oisillons des trois espèces d'oiseaux de mer les plus abondantes qui se reproduisent dans la région du détroit de Lancaster et joue un rôle primordial dans la chaîne alimentaire marine.

4) L'importance adaptative des très grandes colonies qui renferment la majeure partie des populations de Marmettes de Brünnich de l'ouest de l'Atlantique peut être partiellement expliquée par l'effet << centre d'information >>. Si tel est le cas, une diminution importante de la population pourrait mener à la réduction de la réussite de la reproduction pour le reste de cette population, ce qui aurait des incidences graves pour la conservation.

5) L'hypothèse que les populations de marmettes sont limitées par la disponibilité de nourriture pendant la période d'élevage mène aux prévisions relatives à la taille maximale viable des colonies et aux densités relatives des proies permettant à des colonies de différentes tailles de survivre. Un modèle tenant compte de l'effet du centre d'information indique que, pour toute colonie donnée, il existe une amplitude de taille au sein de laquelle la reproduction des individus peut réussir, mais qu'il existe également une limite minimale et maximale.

6) L'envol semi-précoce des jeunes marmettes est considéré comme un exemple d'adaptation de sélection-*K*, et la concentration des marmettes en de vastes colonies est probablement l'un des facteurs entraînant cette sélection.

7) Au sein de la colonie, la réussite de la reproduction et ses éléments sont déterminés par une combinaison complexe de différents effets, dont les variations de la structure par âge, l'hétérogénéité génétique et la répartition des différents types de sites de ponte. La mosaïque qui en résulte ne peut être efficacement évaluée que par la sélection de divers secteurs d'étude disséminés dans l'ensemble de la colonie.

Figures

Figure 1
Détroit de Lancaster et environs

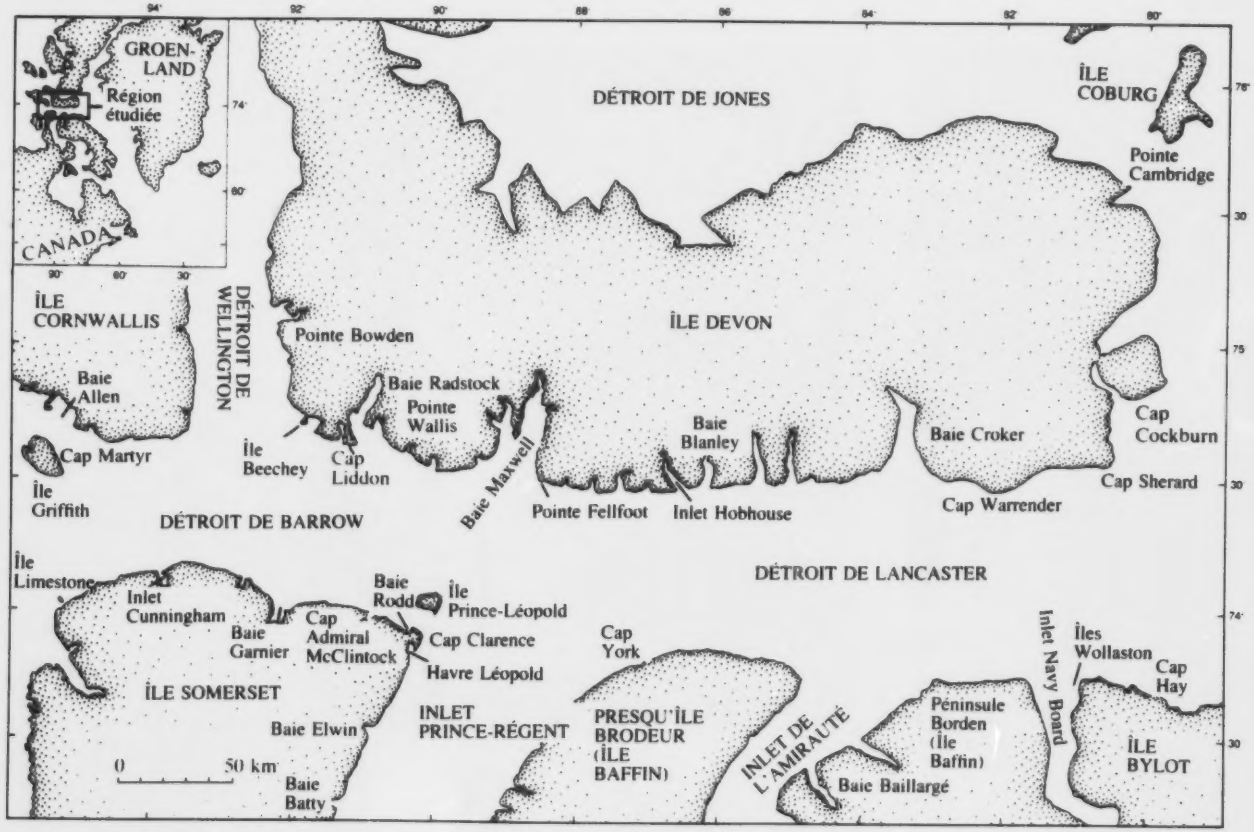
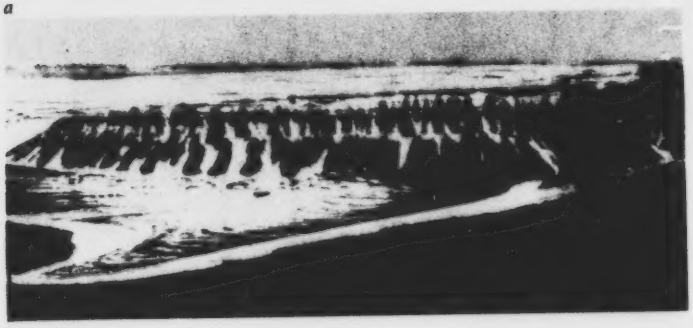


Figure 2
Île Prince-Léopold, Territoires du Nord-Ouest : *a*) vue oblique de la pointe et de la côte sud; *b*) vue verticale de toute l'île

a



b

Figure 3
Carte de l'île Prince-Léopold montrant ses traits physiographiques, l'emplacement du campement de base et de la colonie de la Falaise Est, et la distribution générale des couples reproducteurs de Fulmars boréaux et de Marmettes de Brünnich. (Voir la figure 2*b* pour plus de détails sur la partie supérieure de l'île.)

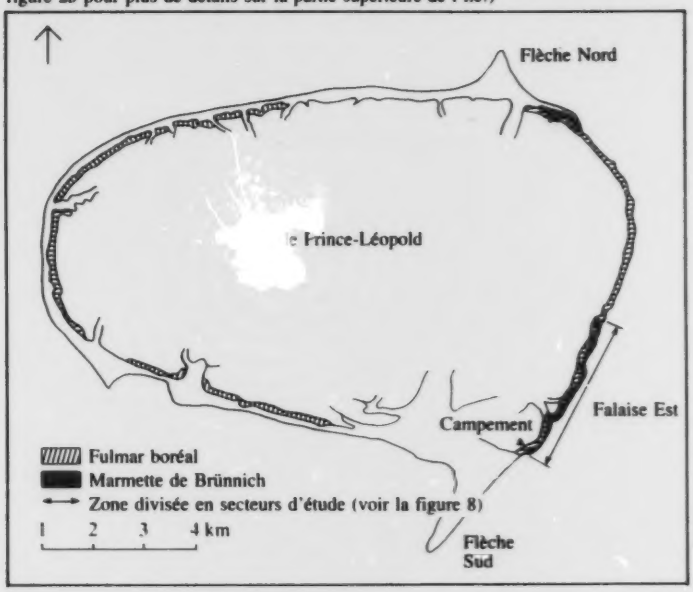


Figure 4
Conditions climatiques observées pendant la saison de reproduction à l'île Prince-Léopold, de 1975 à 1977, indiquant *a*) la moyenne mobile, sur 7 jours, de la température quotidienne moyenne, et *b*) la moyenne mobile, sur 7 jours, de la vitesse moyenne des vents (les moyennes quotidiennes sont établies par des lectures prises à 7 h et 19 h, HAC). Sous l'abscisse, les points noirs montrent les jours où l'on a enregistré du brouillard (visibilité horizontale <1,0)

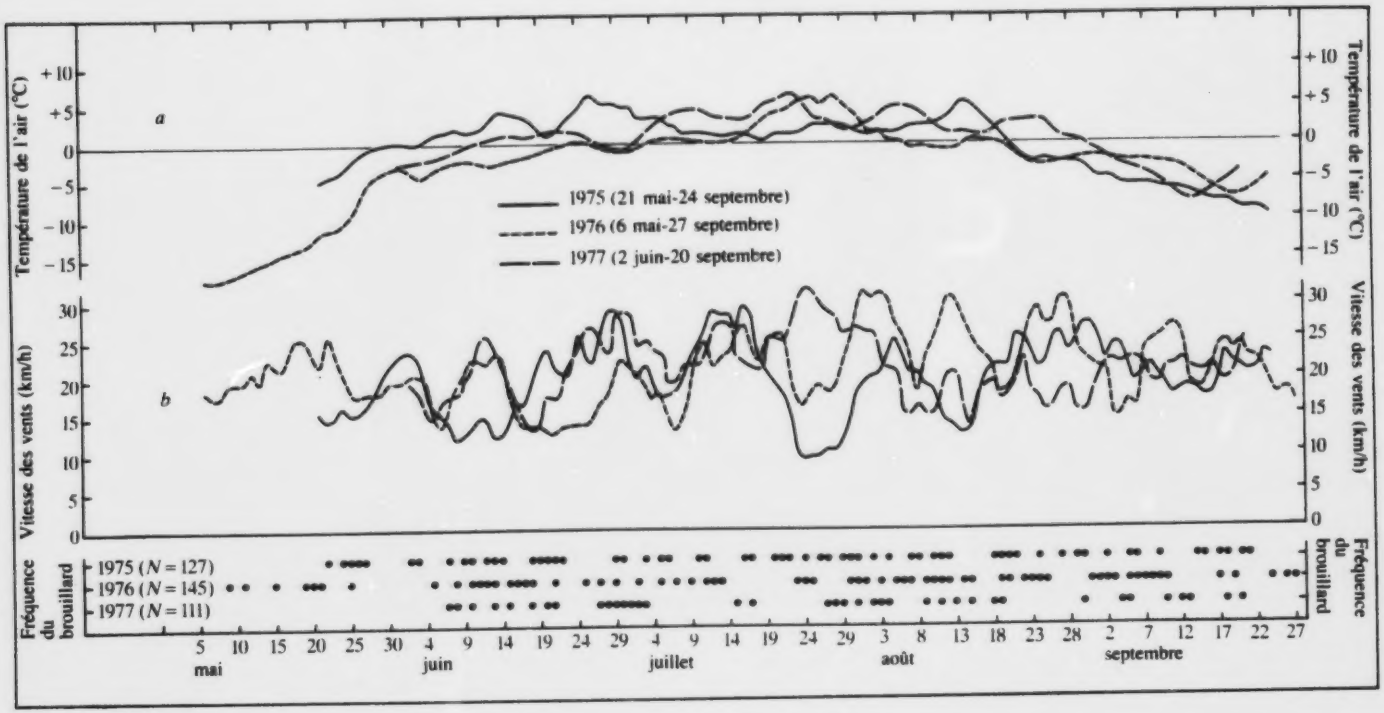


Figure 5
Configuration générale des courants de surface dans les détroits de Barrow et de Lancaster (d'après Bailey, 1957; Collin, 1962; et Milne et Smiley, 1978)

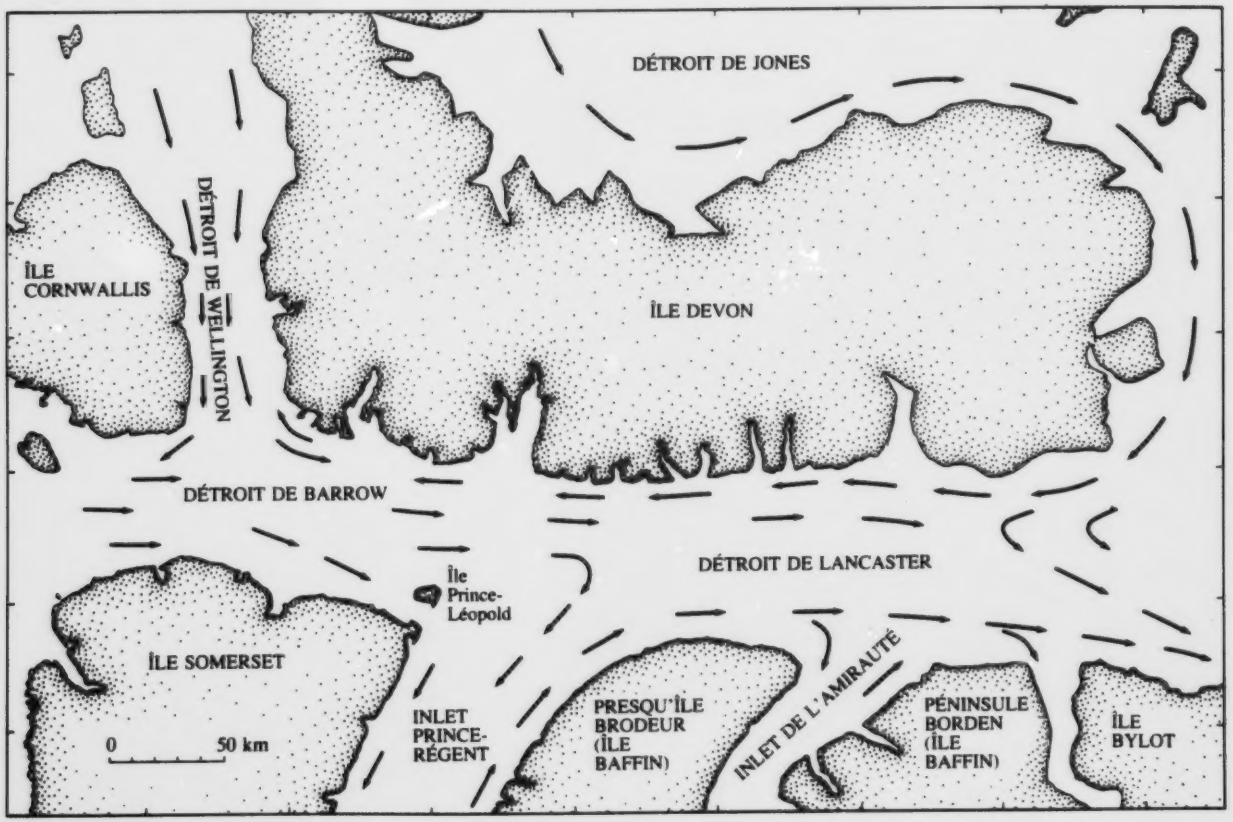


Figure 6
Variations interannuelles de la position des lisières de glace dans les détroits de Barrow et de Lancaster, de 1975 à 1977

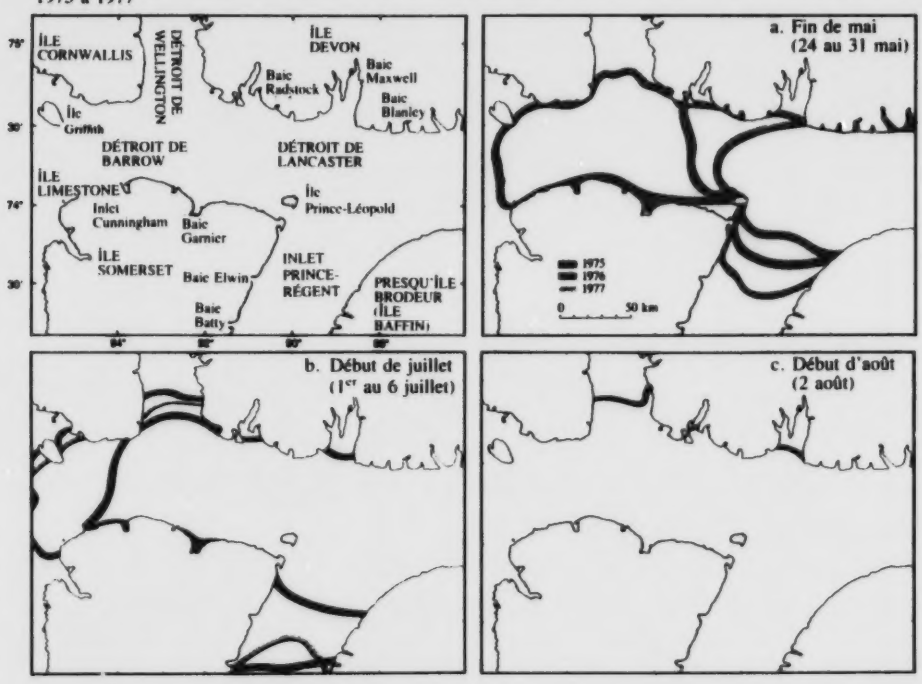


Figure 7
Section de la colonie de Marmettes de Brünnich sur la Falaise Est illustrant la densité de la population reproductrice et les caractéristiques de la corniche fracturée par le gel et son clivage horizontal

Figure 8
Emplacement des principaux caps et des grandes zones d'étude le long de la colonie de la Falaise Est. Les lettres en caractère gras indiquent l'emplacement des secteurs d'étude sur les marmettes

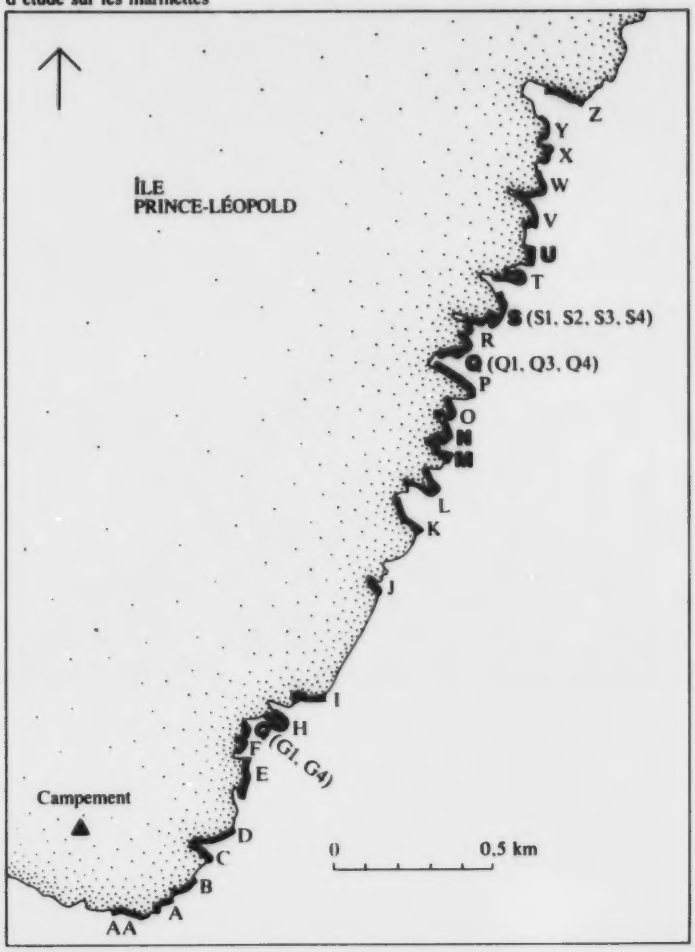


Figure 9
Dénombrements quotidiens d'oiseaux présents dans des secteurs d'étude, entre 17 h et 19 h pendant la pré-ponte, de 1975 à 1977. Les recensements effectués en 1975 ne concernent que les secteurs G1 et G4. En 1976 et 1977, des données ont été recueillies dans les secteurs G1, G4, M, N, Q1, Q4, S1, S2, S3 et U

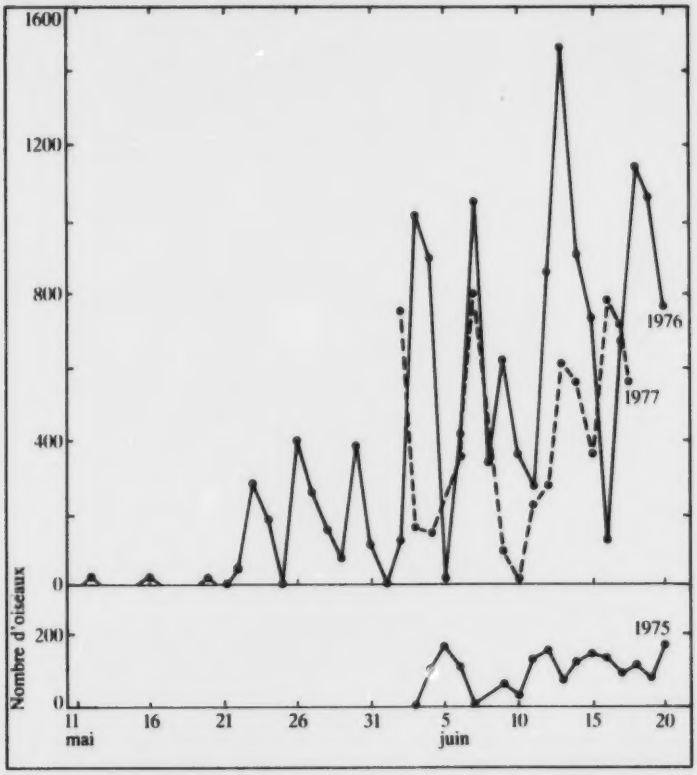


Figure 10
Dénombrements d'oiseaux effectués à l'aide de prises de vues image par image, montrant l'accroissement de la population dans le secteur d'étude S1, entre 17 h le 1er juin et 9 h le 2 juin 1976

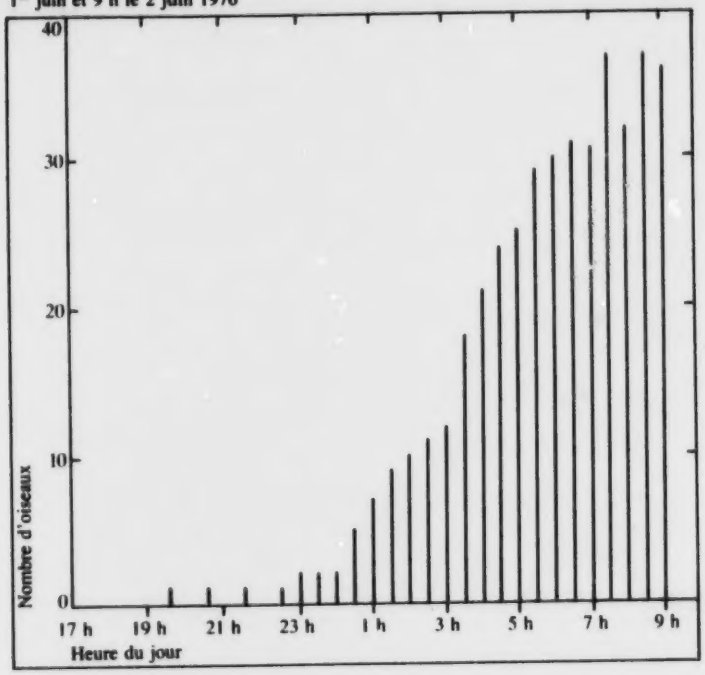


Figure 11
Comparaison des dénombrements d'oiseaux effectués dans les secteurs d'étude avec ceux réalisés à l'intérieur d'une zone beaucoup plus étendue (G) pendant la pré-ponte de 1976. Les dénombrements sont exprimés en pourcentages des comptages maximaux réalisés le 18 juin. Comptages maximaux d'individus: G = 5545, secteurs d'étude = 1363

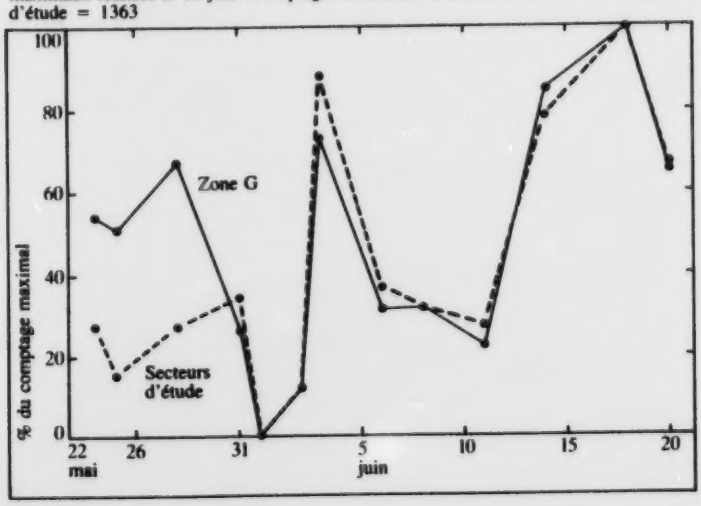


Figure 12
Comparaison des variations du nombre d'oiseaux dans des secteurs d'étude de la Falaise Est et de la Flèche Nord pendant une période de 48 heures, juin 1977

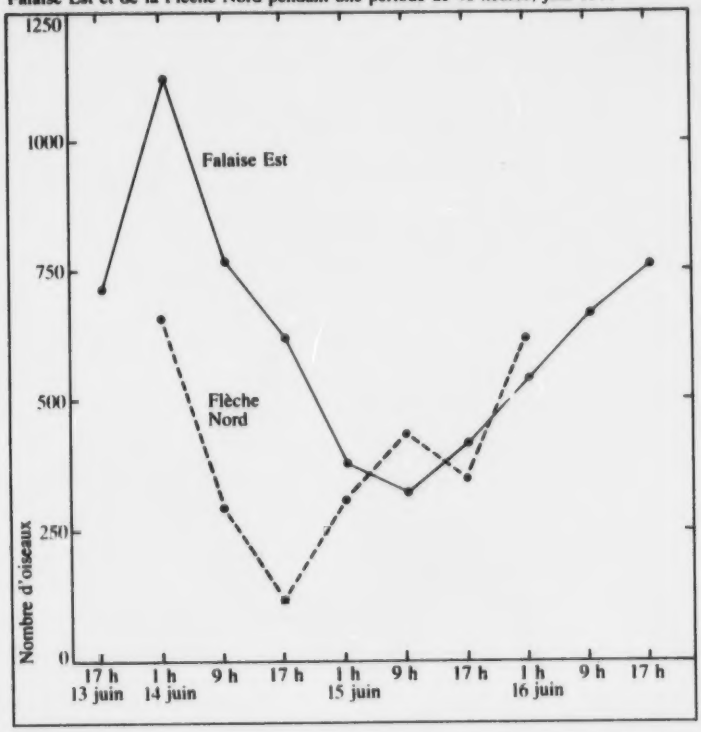


Figure 13

a) Dénombrements quotidiens d'oiseaux, effectués dans tous les secteurs d'étude de l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977, et convertis en moyennes cumulées de 7 jours et en moyennes de 7 jours d'après des recensements réalisés par Tuck (1961 : voir l'annexe C) en 1957, au cap Hay, dans l'île Bylot. *b*) Des coefficients de variation couvrant des périodes de 7 jours sont également présentés pour des dénombrements effectués dans l'île Prince-Léopold

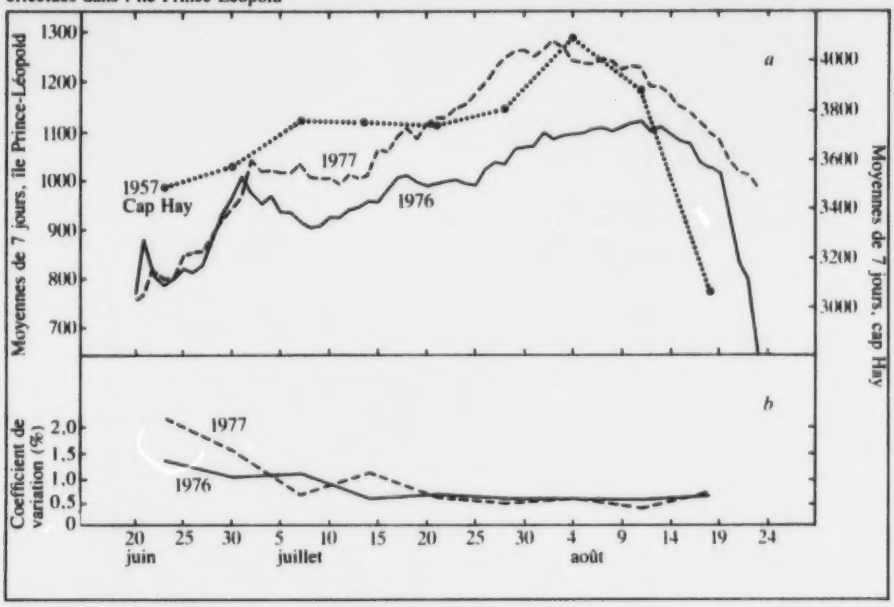


Figure 14
Comparaison de la variation saisonnière des dénombrements d'oiseaux effectués dans les secteurs Q1 et Q4, sur la même falaise et à une distance d'environ 80 m seulement. Les moyennes apparaissent pour chaque période de sept jours sous forme de pourcentages de la moyenne de la période allant du 17 au 23 juin 1977

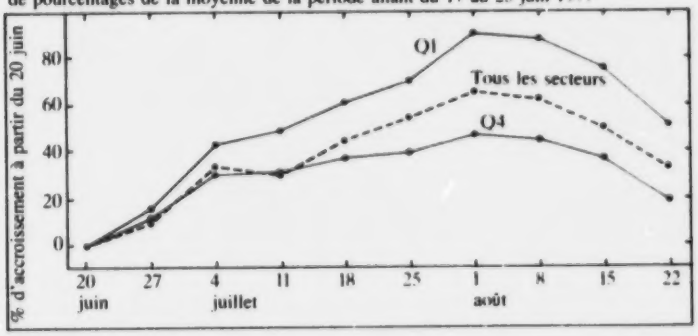


Figure 15
Analyse de la taille de l'échantillon en fonction du coefficient de variation pour les dénombrements d'oiseaux effectués entre le 1er et le 8 août 1977. Les secteurs ont été additionnés dans l'ordre sud-nord le long des falaises, en commençant par G1. La ligne pointillée montre la courbe ajustée, $y = 16{,}01 - 1{,}50 \ln x$

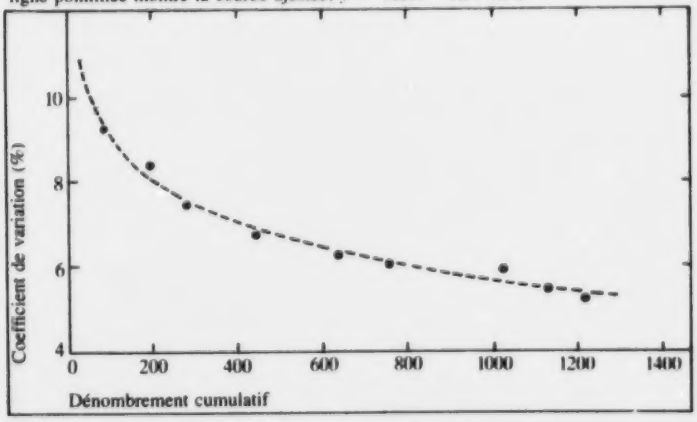


Figure 16
Dénombrements d'oiseaux effectués toutes les deux heures dans tous les secteurs et en S1 seulement les 11 et 29 juillet 1976

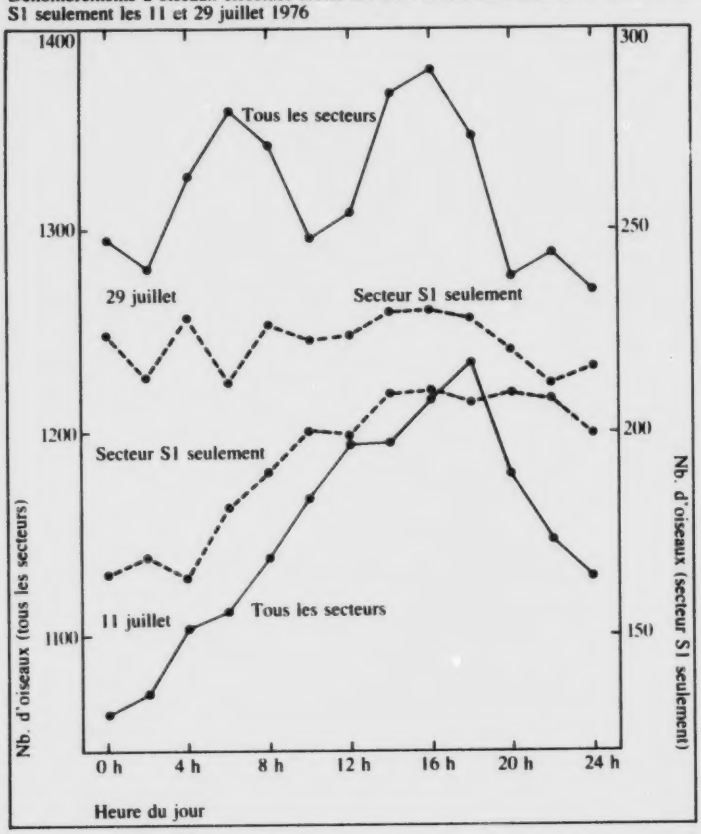


Figure 17
Moyennes des dénombrements d'oiseaux effectués toutes les deux heures, *a)* au cours de six périodes d'observation pendant l'incubation, et *b)* au cours de cinq périodes d'observation pendant l'élevage, dans le secteur S1, en 1975. Les pointillés indiquent les coefficients de variation pour les moyennes

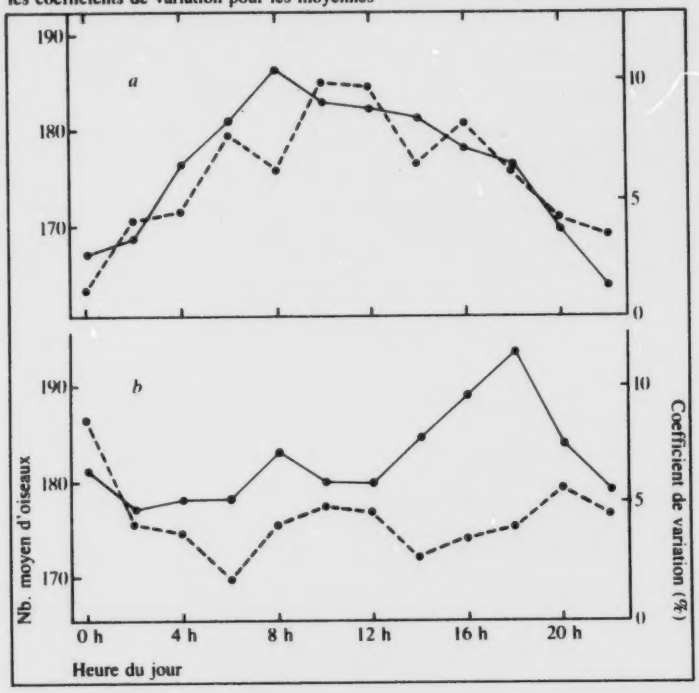


Figure 18
Coefficients de variation pour les dénombrements d'oiseaux effectués toutes les deux heures, pendant une période de 24 heures, au cours de 11 observations dans le secteur S1, en 1975

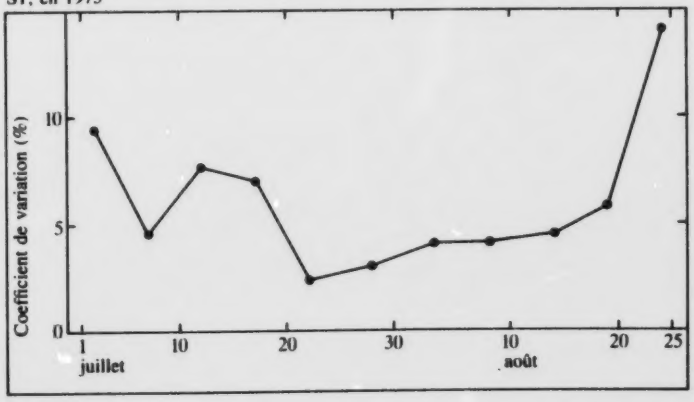


Figure 19
Nombre d'oiseaux présents dans le secteur S1, pendant les quatre dernières observations de 24 heures, en 1975

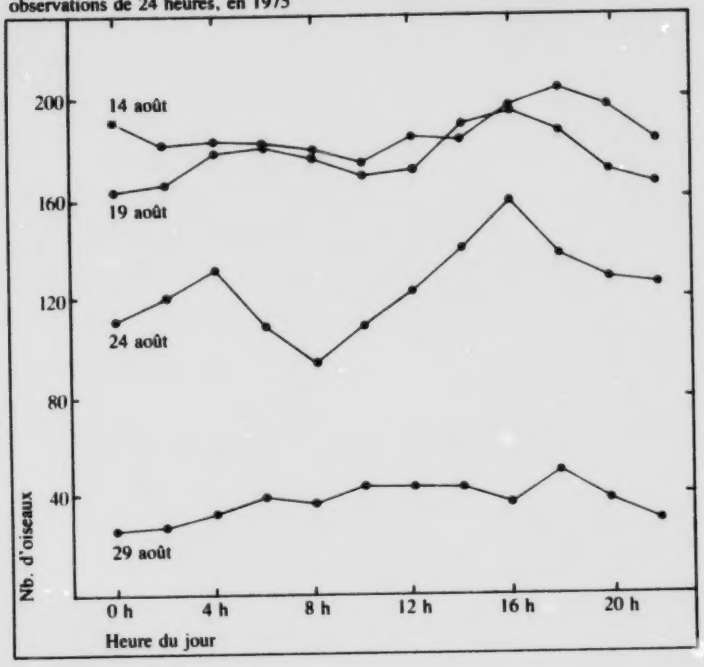


Figure 20
Relation entre le nombre de jours de dénombrements répétés et l'erreur-type de la moyenne, à partir du 1er juillet et du 1er août 1977. Les courbes sont ajustées à l'oeil

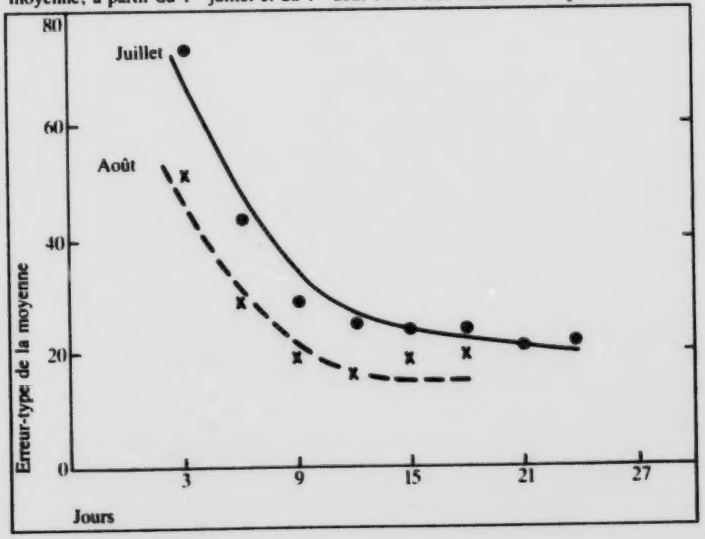


Figure 21
Fréquence des accouplements et des tentatives d'accouplement observés avant la ponte et au début de l'incubation

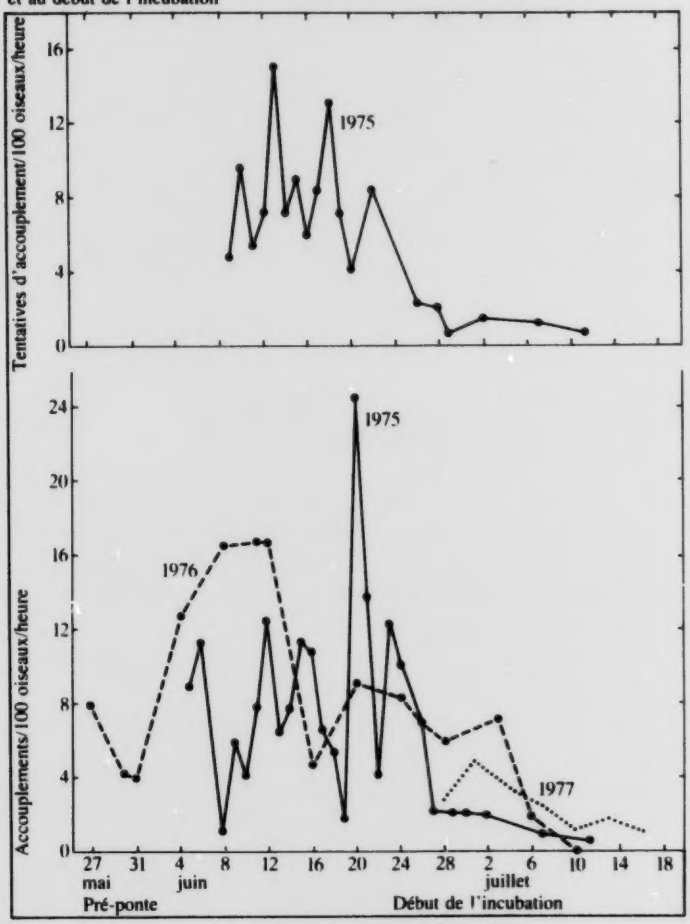


Figure 22
Fréquence des accouplements observés dans le secteur G3 en 1975, par rapport au nombre d'oiseaux fréquentant les secteurs voisins G1 et G4 (il était difficile de compter avec précision le nombre d'oiseaux dans le secteur G3)

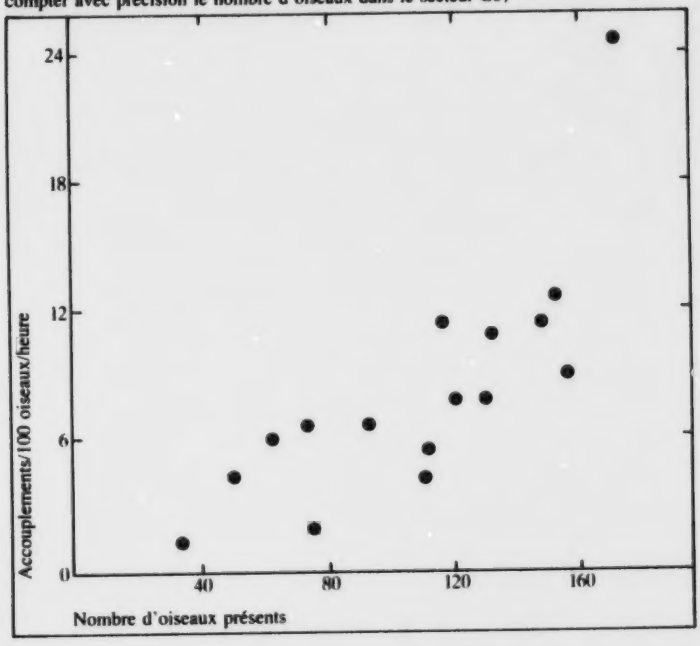


Figure 23
Fréquence des combats pendant les périodes de pré-ponte, en 1975 et 1976

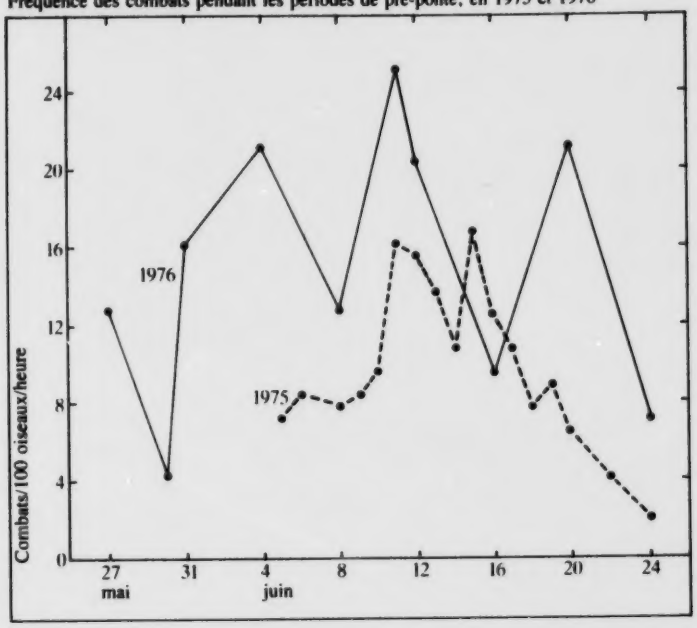


Figure 24
Fréquence des combats par rapport au nombre d'oiseaux arrivant dans le secteur G3, pendant la pré-ponte, en 1975

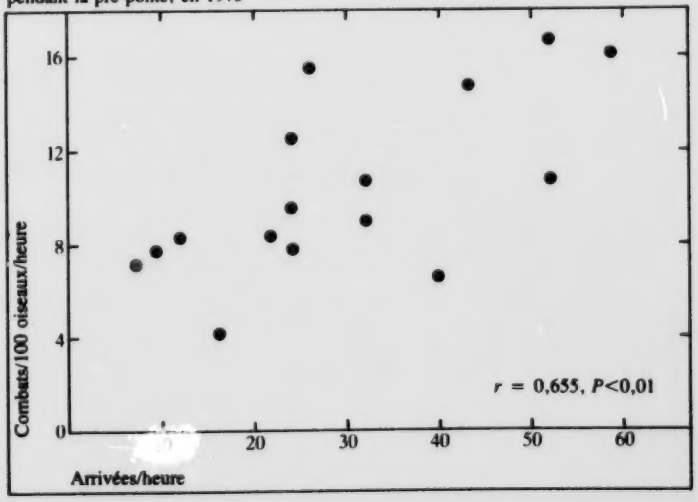


Figure 25
Nombre de relèves d'incubation observées en 24 heures, par rapport au temps écoulé depuis la ponte, dans le secteur S1, le 2 juillet 1975

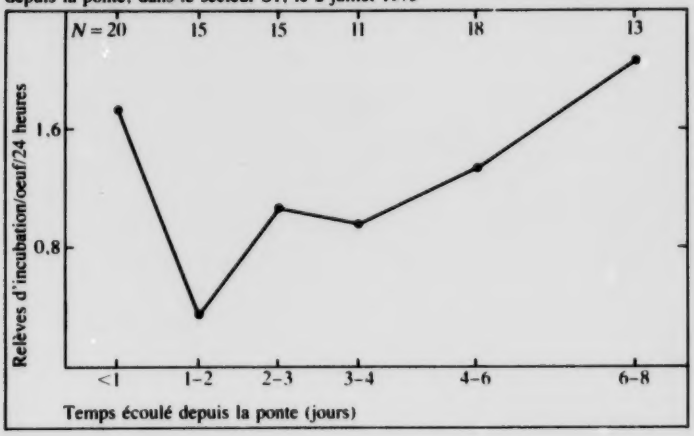


Figure 26
Nombre de relèves d'incubation consignées au cours d'observations de 24 heures, par rapport à la date, dans le secteur S1, en 1975 et 1977

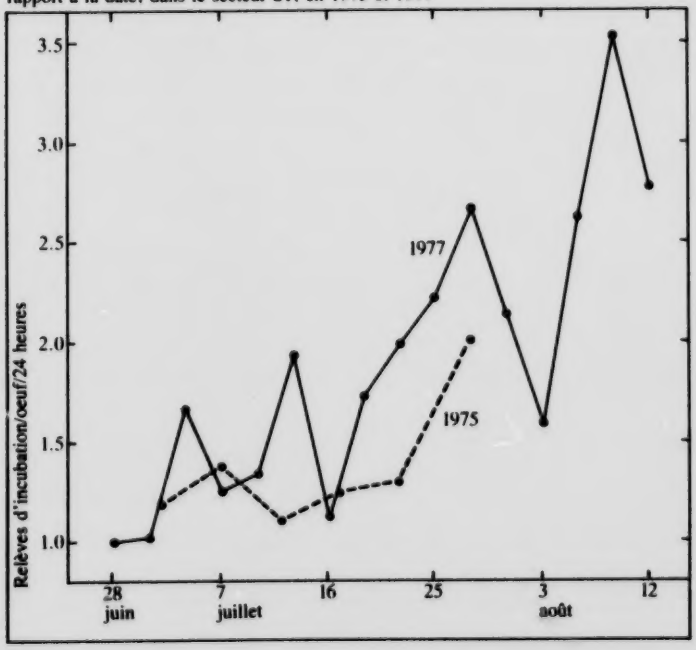


Figure 27
Intervalles de temps entre les arrivées et la relève d'incubation dans le secteur S1, du 22 au 31 juillet 1977

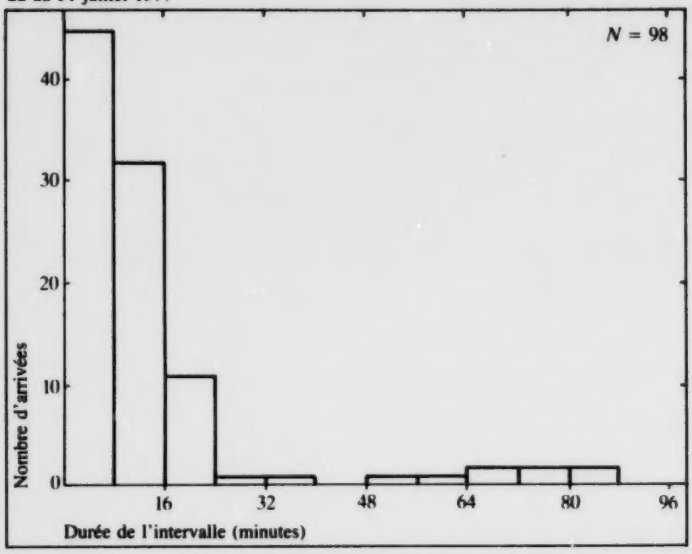


Figure 28
Durée médiane de l'intervalle entre l'arrivée et la relève, par rapport à la date, dans le secteur S1, en 1977

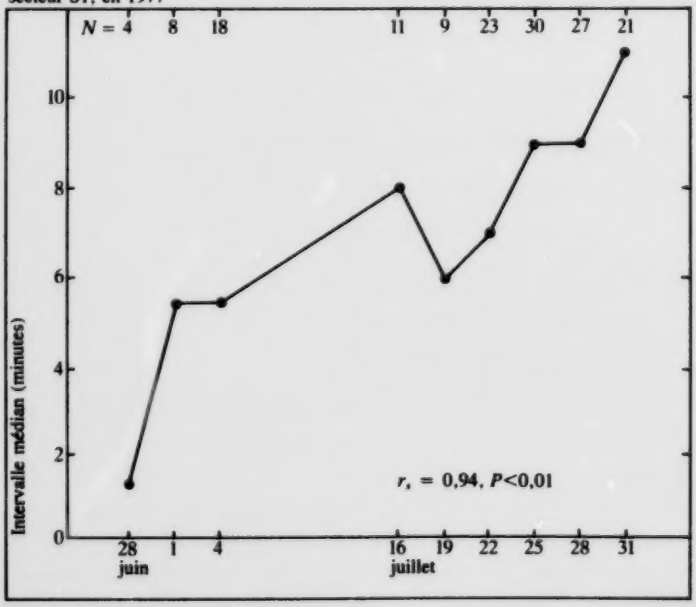


Figure 29
Incubation (site 30) et couvaison des oisillons (tous les autres sites) par le mâle et la femelle au cours de deux périodes d'observation de 24 heures sur le secteur U, en 1977 : *a*) et *b*) couples comptant un oiseau de sexe connu et identifié par une couleur (dans tous les cas, il ne s'agissait pas de la première ponte) ; *c*) couples de sexe inconnu (sexe établi au moment de la relève)

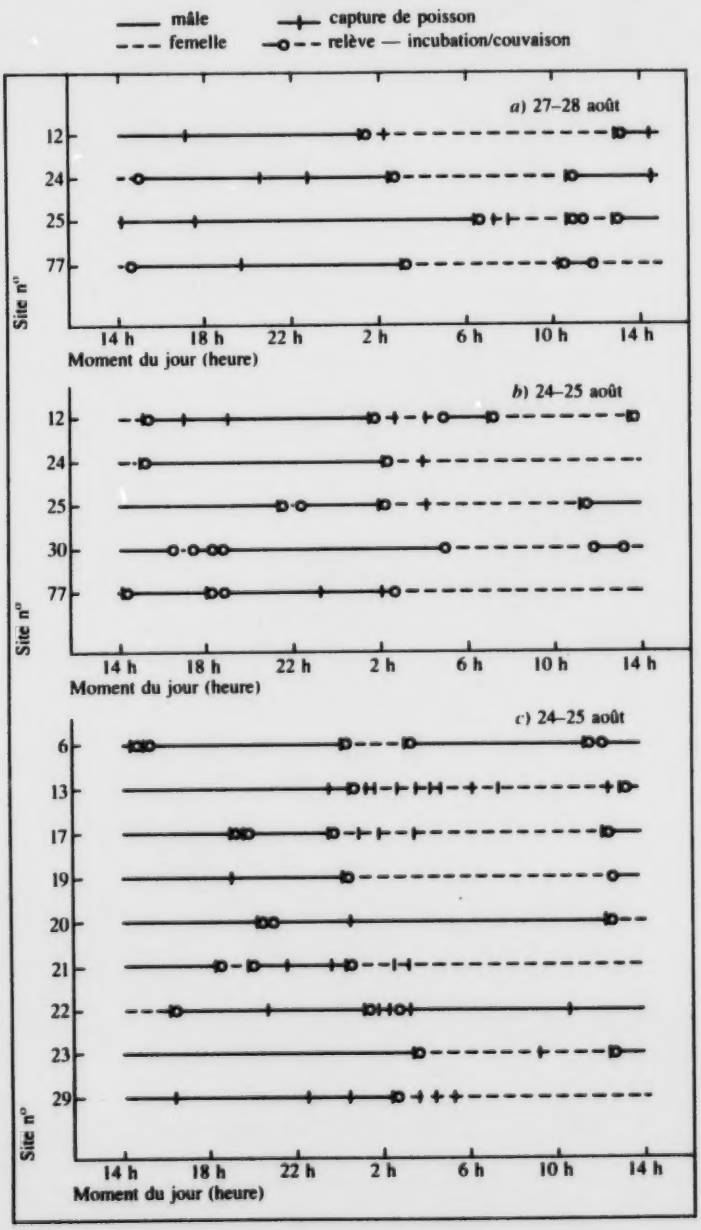


Figure 30
Temps écoulé entre l'arrivée et la relève du couveur en fonction de l'âge des oisillons, au cours de trois périodes d'observation dans le secteur S1, en 1977

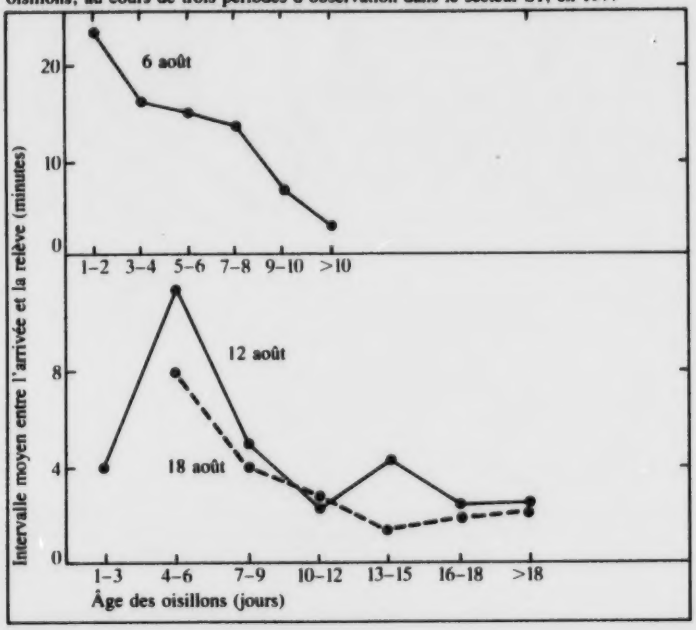


Figure 31
Durée moyenne du séjour des deux partenaires sur le site au cours des relèves de couvaison en fonction de la date, dans le secteur S1, en 1976 et 1977

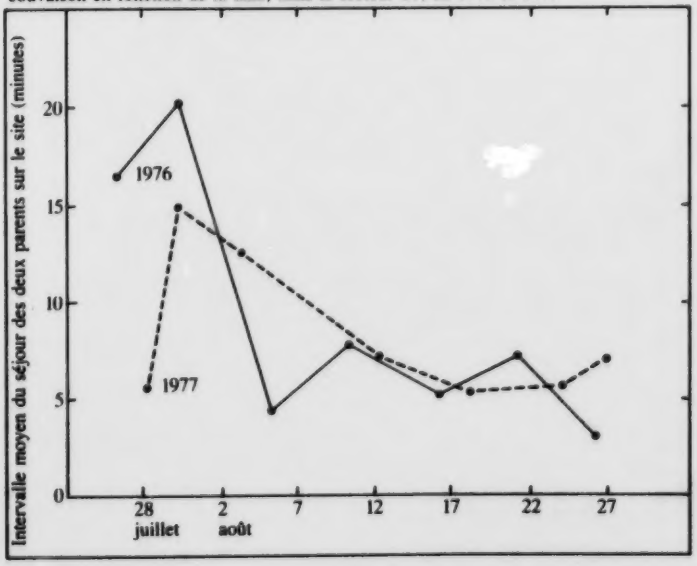


Figure 32
Fréquence des arrivées des explorateurs au cours de périodes d'observation de 24 heures, en 1975, et de 4 heures, en 1977, dans le secteur S1

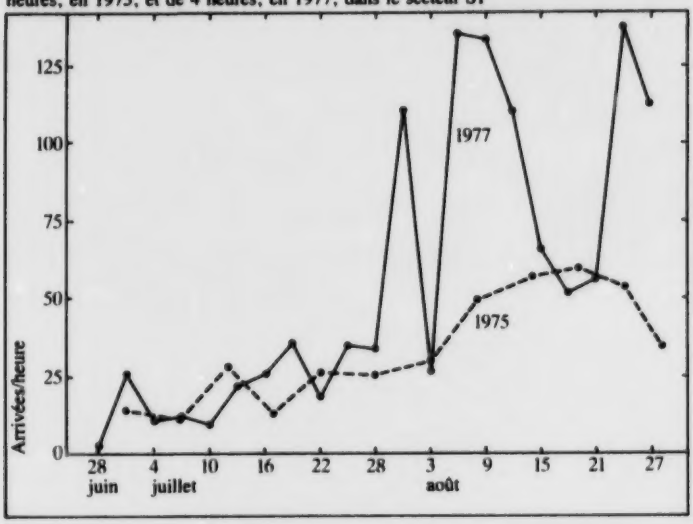


Figure 33
Nombre d'oiseaux relevé sur les corniches non fréquentées par les reproducteurs, exprimé en pourcentage du nombre total d'oiseaux dans le secteur G1, en fonction de la date, et des variations du nombre total d'oiseaux exprimé en moyennes de sept jours, en 1975

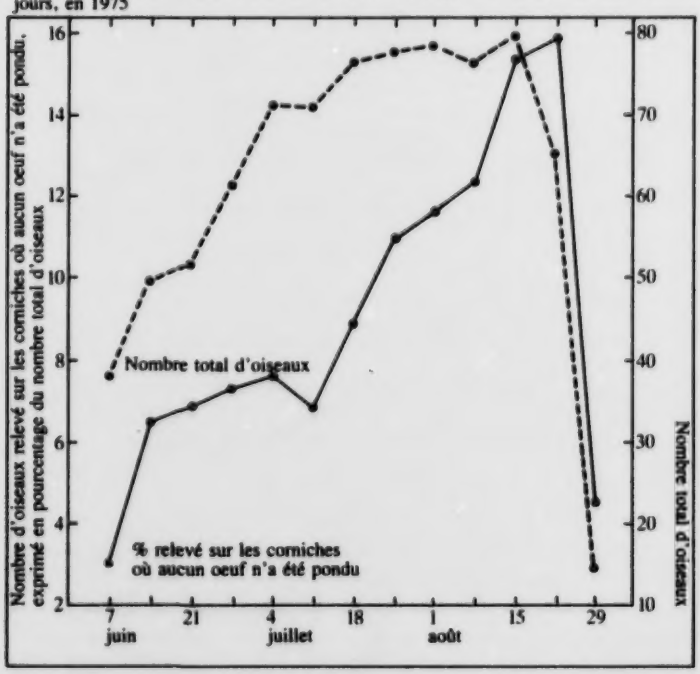


Figure 34
Proportion des oiseaux qui, au cours des observations, sont partis des falaises et sont retournés se poser à terre à plus de 20 m du point de départ initial, en fonction de la date. Ces observations ont été faites en 1977, à l'exception d'une seule effectuée en 1975 (+)

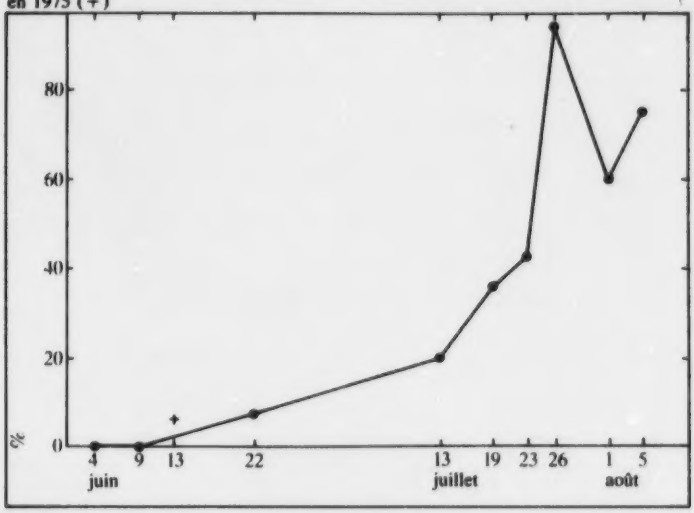


Figure 35
Période passée par des explorateurs individuels dans le secteur S1, du 23 au 29 juillet, et le 8 août 1977

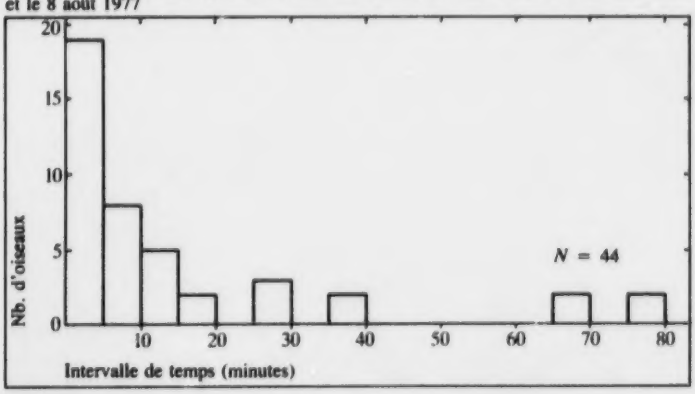


Figure 36
Schéma du secteur S1 indiquant les endroits où se sont posés les explorateurs au cours des périodes d'observation, en juillet 1977 (tiré d'une photo du secteur d'étude, annexe 1)

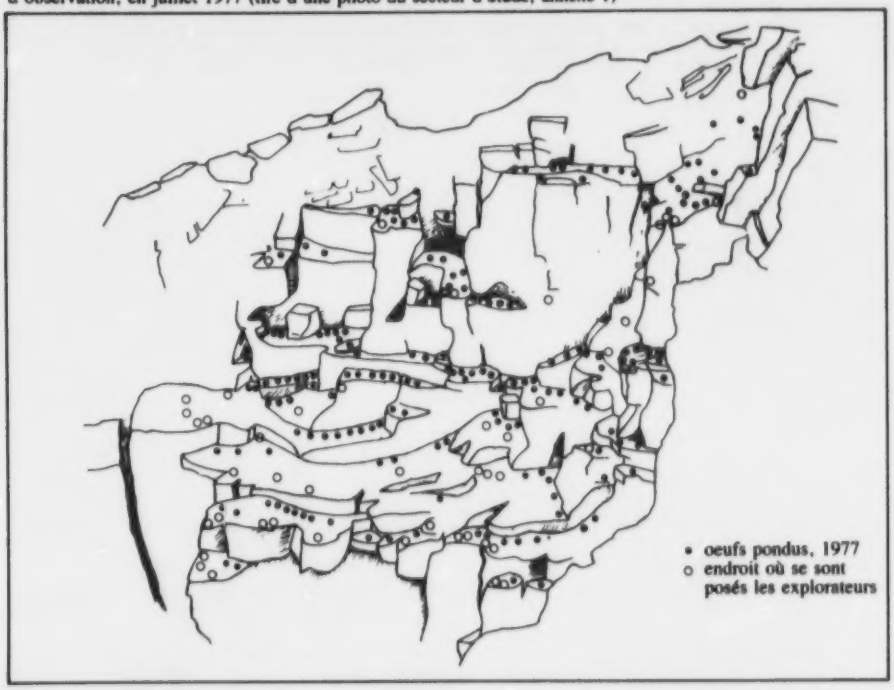


Figure 37
Schéma du secteur S1 indiquant les itinéraires empruntés par quatre explorateurs, au sol, en juillet 1977 (tiré d'une photo du secteur d'étude, annexe 1)

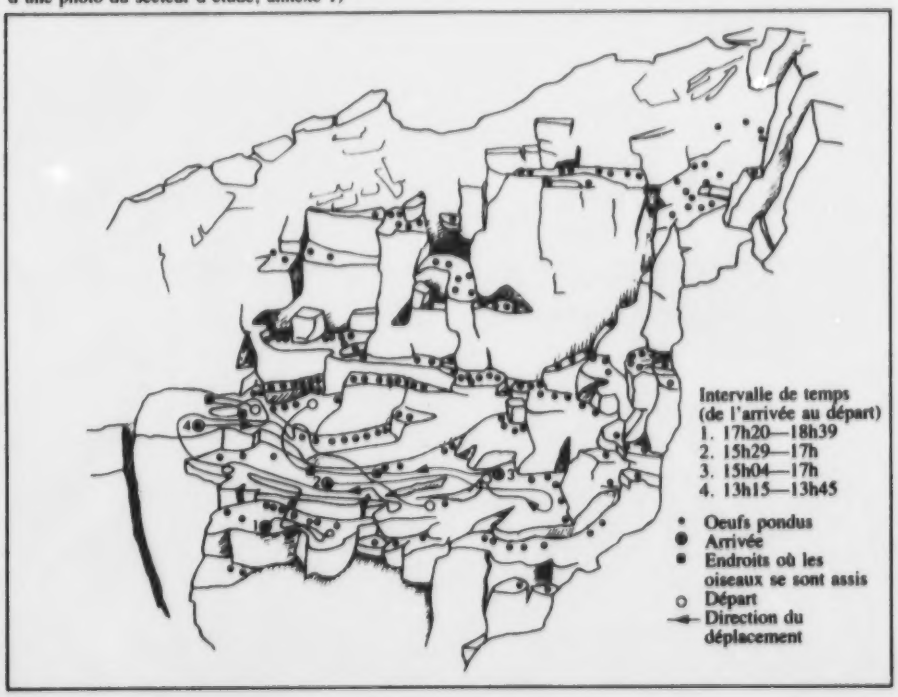


Figure 38
Fréquence des arrivées des explorateurs en fonction du moment du jour, au cours de six périodes d'observation pendant l'incubation, et au cours de cinq périodes d'observation pendant l'élevage, dans le secteur S1 en 1975

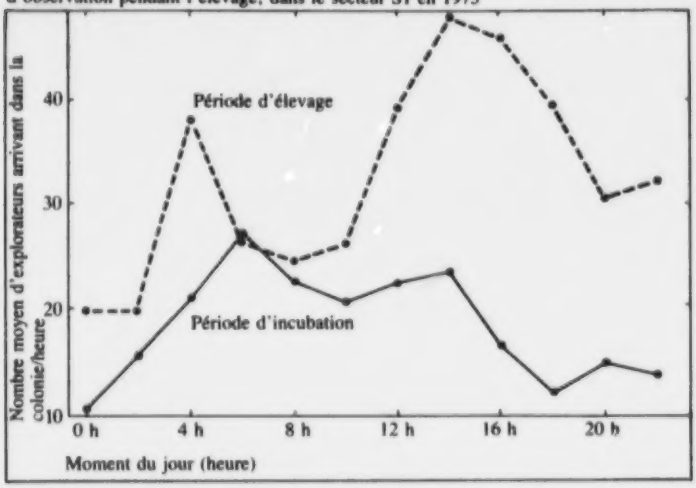


Figure 39
Pourcentage de la variation des comptages effectués toutes les deux heures, dans le secteur S1, résultant de la corrélation entre le nombre d'oiseaux présents et la fréquence des arrivées des explorateurs et des occupants, en 1975

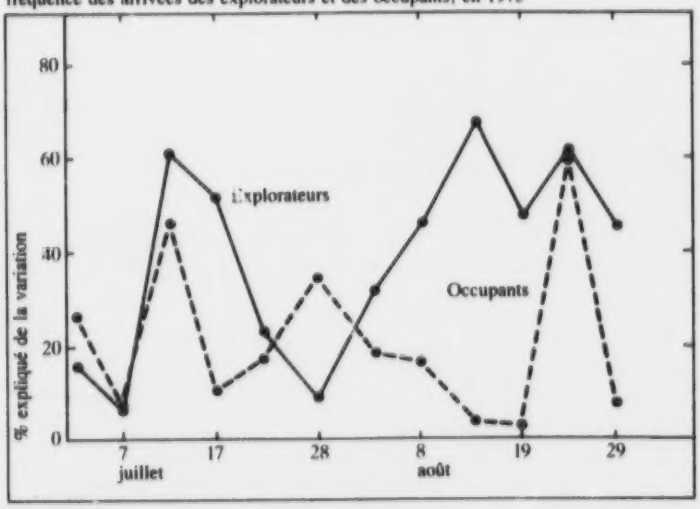


Figure 40
Relation entre la fréquence des relèves d'incubation et le nombre d'arrivées des explorateurs, au cours de périodes d'observation de quatre heures, dans le secteur S1, en 1977

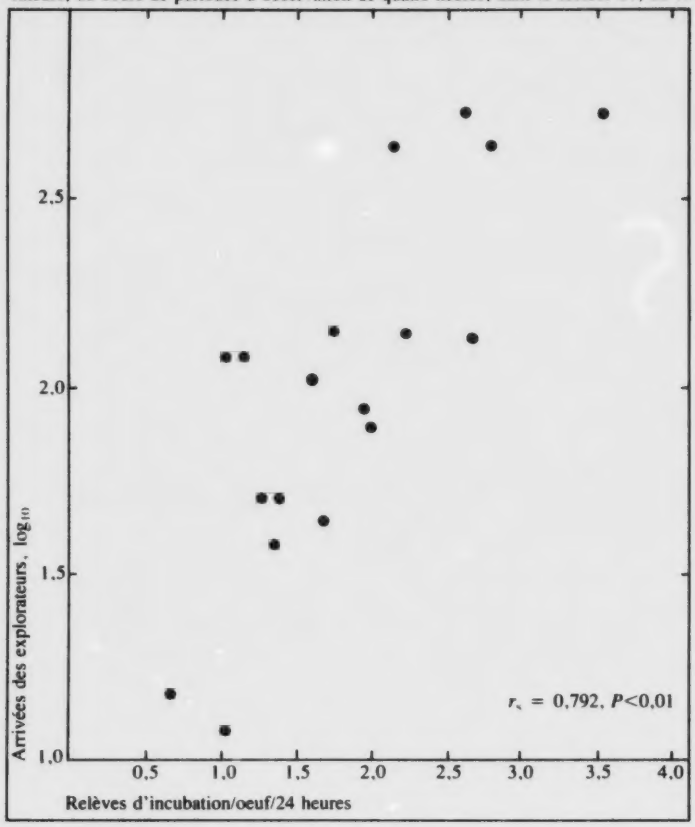


Figure 41
Relation entre le nombre total d'oiseaux présents et le nombre d'arrivées des explorateurs, au cours de périodes d'observation de quatre heures, dans le secteur S1, en 1977. La ligne continue montre la régression du nombre d'oiseaux par rapport à la fréquence des arrivées

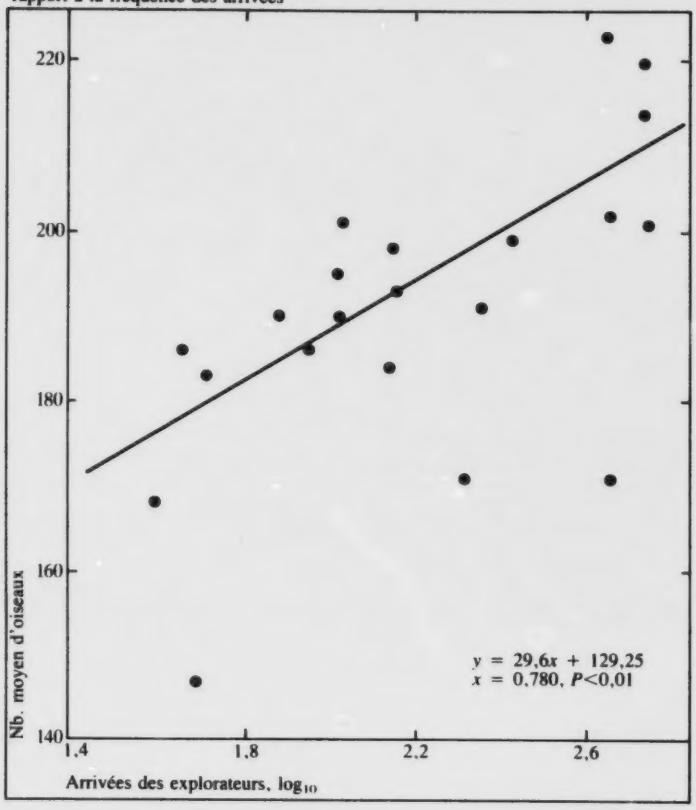
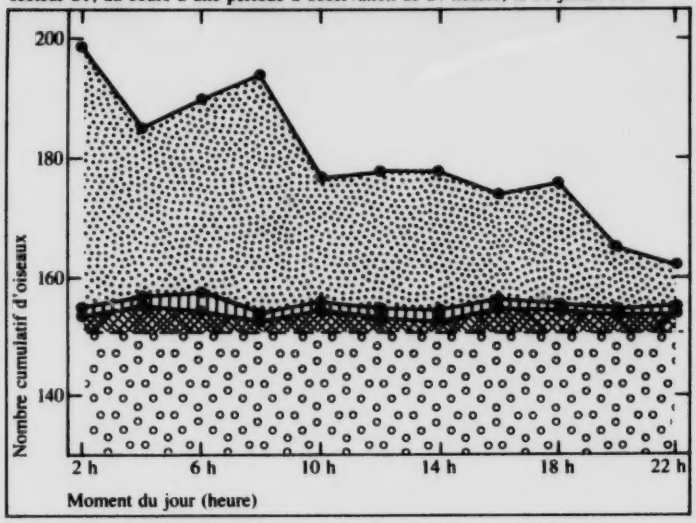
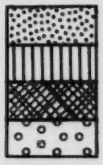


Figure 42
Apport des différentes catégories d'oiseaux au nombre total d'oiseaux présents dans le secteur S1, au cours d'une période d'observation de 24 heures, le 31 juillet 1976





Explorateurs

Sites où deux adultes sont présents

Sites où un parent et un oisillon sont présents

Oiseaux en activité d'incubation/couvaison (un adulte/site)

Figure 43
Apport des différentes catégories d'oiseaux au nombre total d'oiseaux présents dans le secteur S1, au cours d'une période d'observation de 24 heures, le 21 août 1976

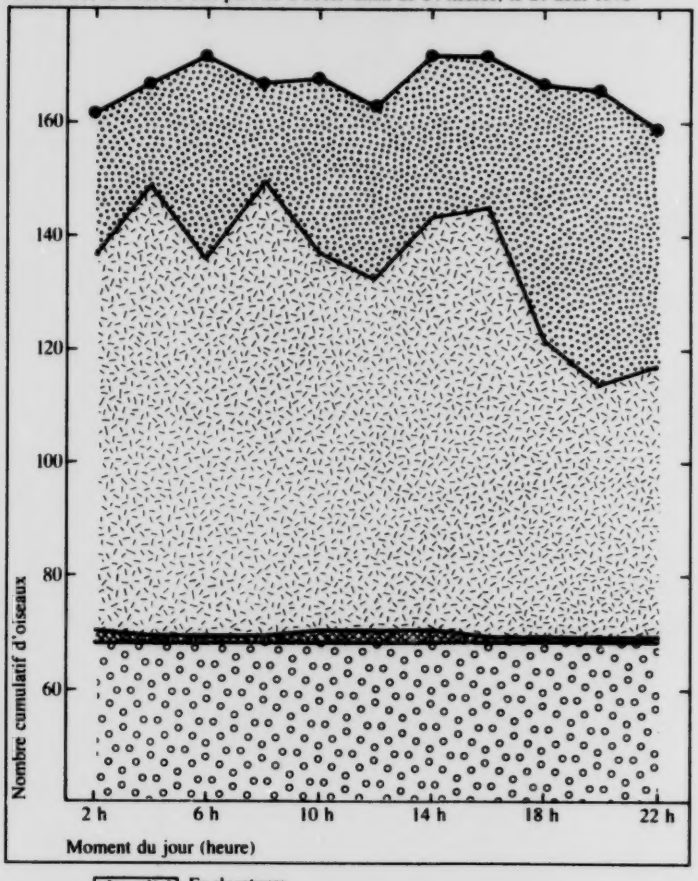


Figure 44
Fréquence des combats dans le secteur S1, en 1975 et 1977, et dans le secteur U, en 1977, en fonction de la date. Les flèches indiquent le début de l'envol

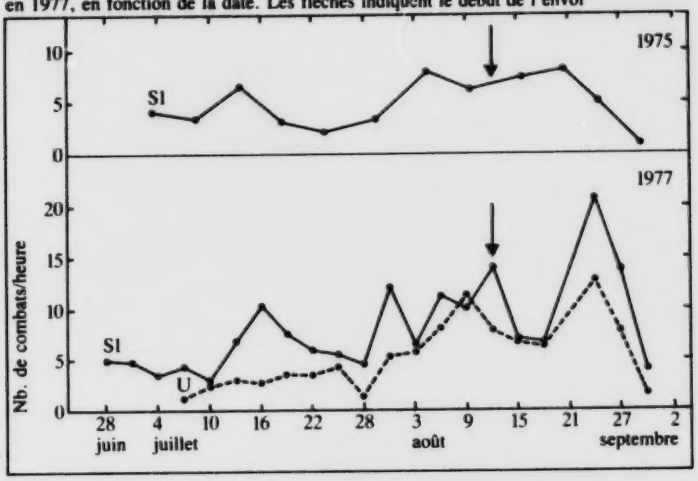


Figure 45
Nombre total de combats observés dans le secteur S1, en 1977, par rapport aux différentes catégories d'oiseaux. Les catégories fournies sont additionnées cumulativement avec le nombre total de combats, et incluent certains combats entre oiseaux de statut inconnu

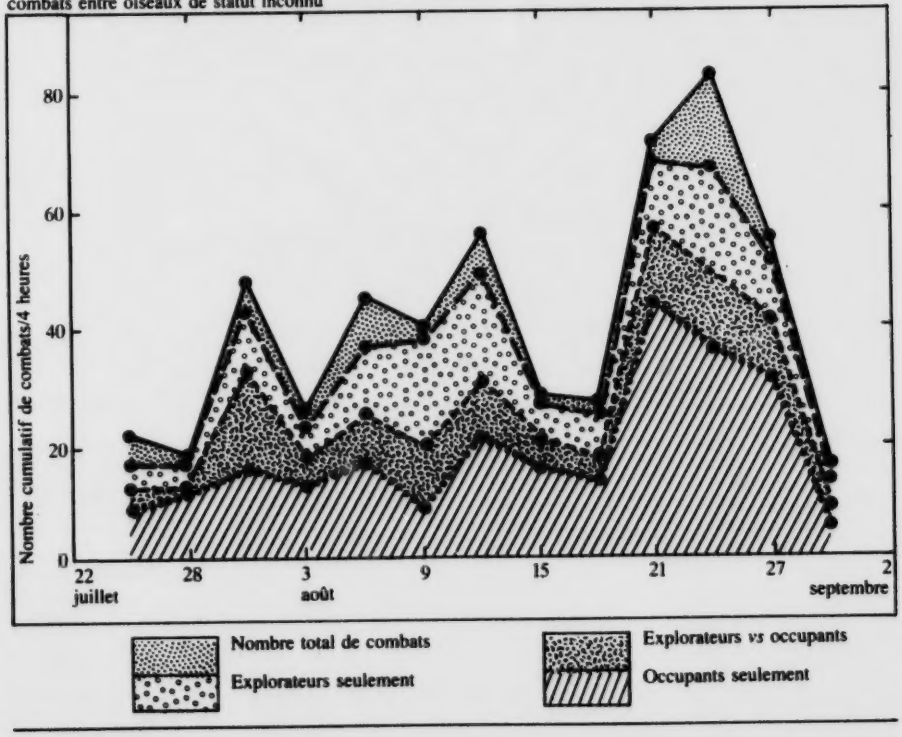


Figure 46
Relation entre la fréquence des arrivées des explorateurs dans les secteurs S1 et U. Les données proviennent de périodes d'observation de quatre heures en 1977. La ligne continue indique la relation prévue si la proportion des explorateurs avait été la même dans les deux secteurs

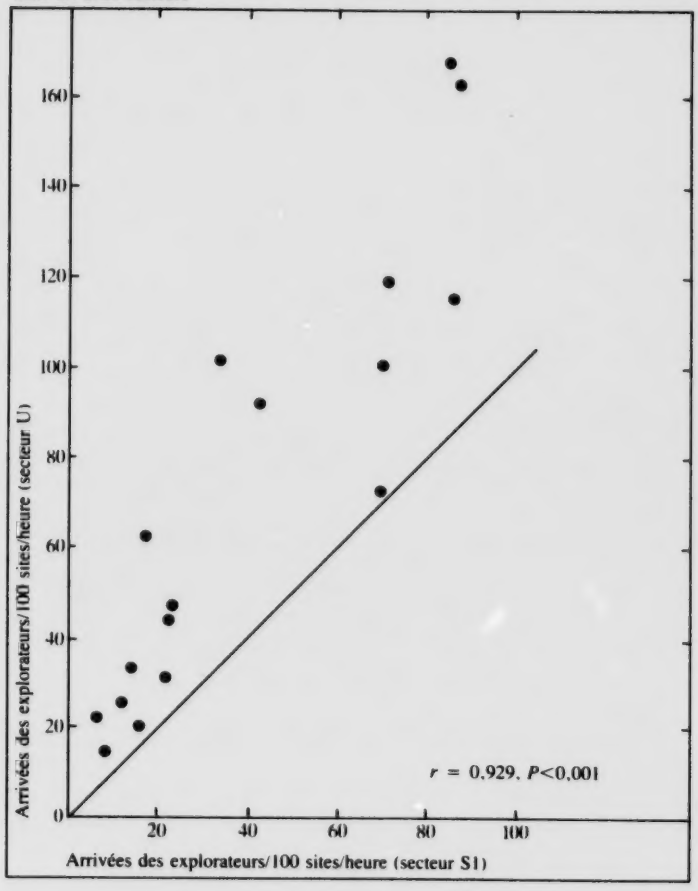


Figure 47
Relation entre la fréquence des combats dans les secteurs S1 et U. Les données proviennent de périodes d'observation de quatre heures en 1977. La ligne continue indique la relation prévue si la fréquence des combats avait été la même dans les deux secteurs

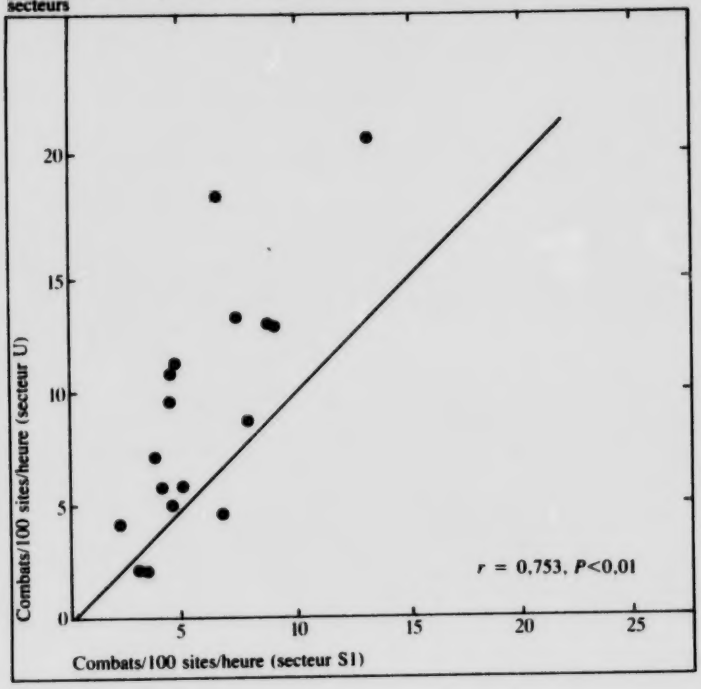


Figure 48
Nombres moyens de combats par heure, relevés dans le secteur S1, au cours de six périodes d'observation pendant l'incubation, et de cinq périodes d'observation pendant la période d'élevage, en 1975

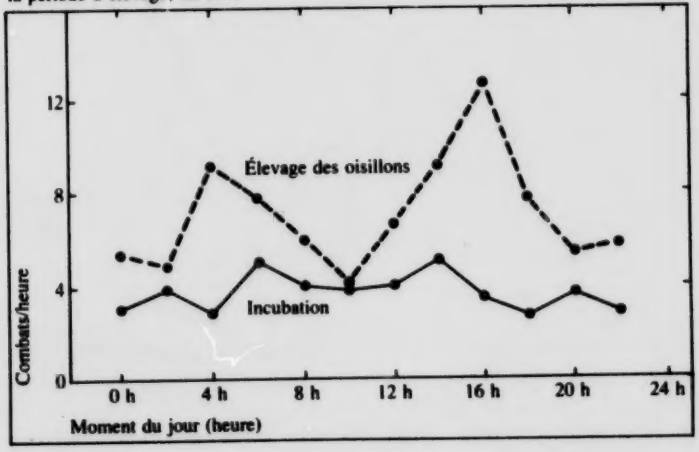


Figure 49
Fréquence des combats dans le secteur S1, par rapport au nombre d'arrivées des explorateurs. Les données utilisées sont présentées à la figure 48

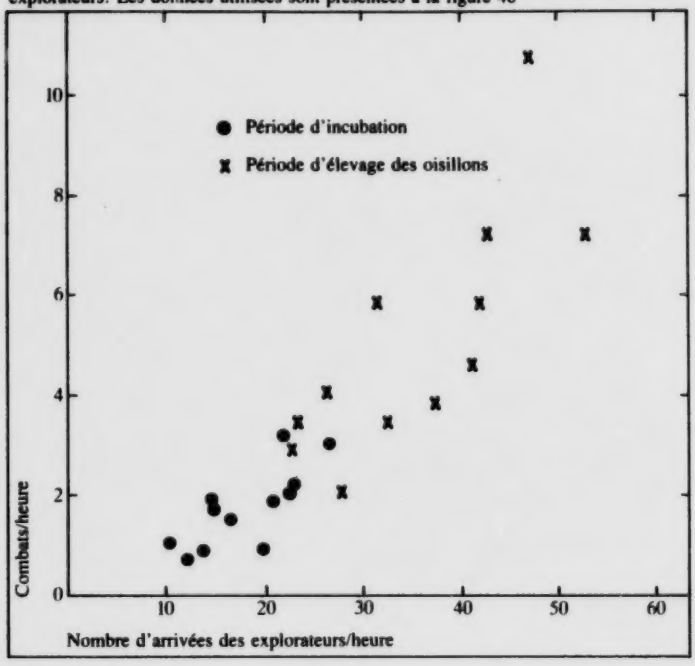


Figure 50
Nombre d'oisillons observés au moment de l'envol, par périodes de 10 minutes, depuis les falaises visibles à la base de la flèche sud, dans la nuit du 15 au 16 août 1975

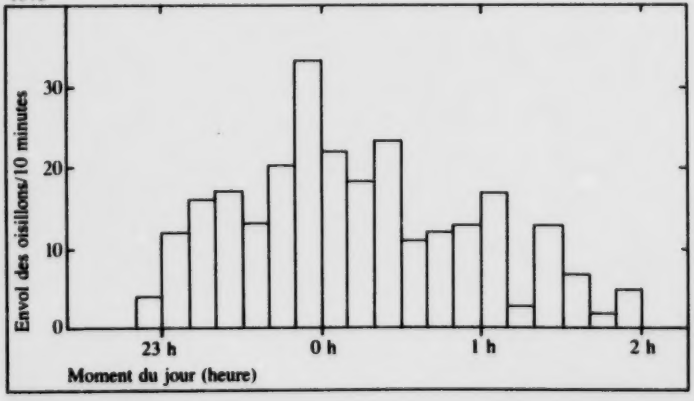


Figure 51
Croquis du secteur S1 présentant les itinéraires de certains oisillons qui ne se sont pas envolés directement de leur site, en 1977 (tiré d'une photo du secteur d'étude, annexe 1)

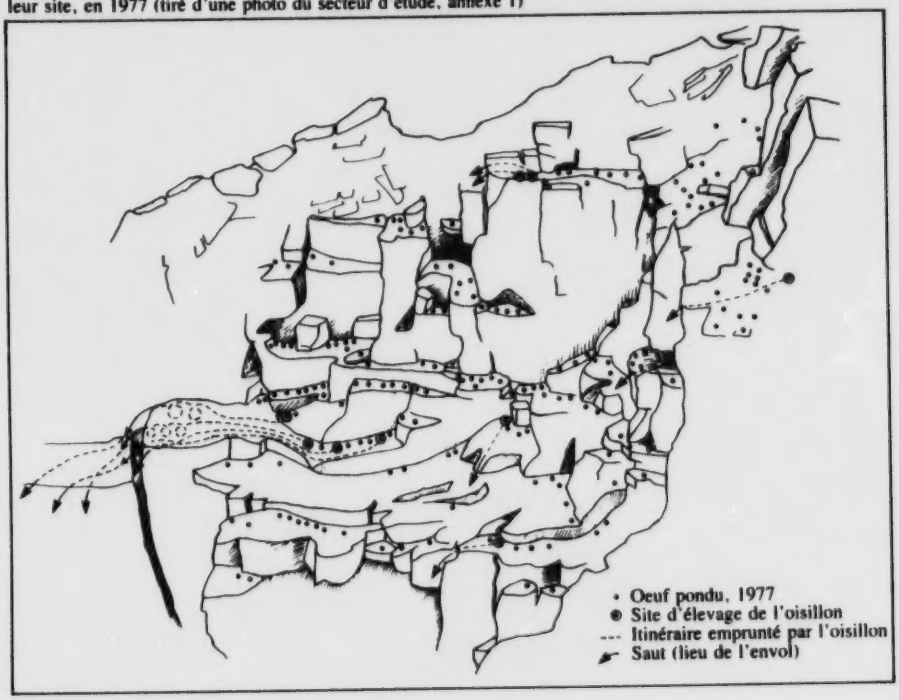


Figure 52
Graphique cumulatif du nombre de nouveaux oeufs observés, par périodes de 10 minutes, par trois observateurs dans le secteur d'étude S1, à partir de 15 h 30, le 14 juillet 1977

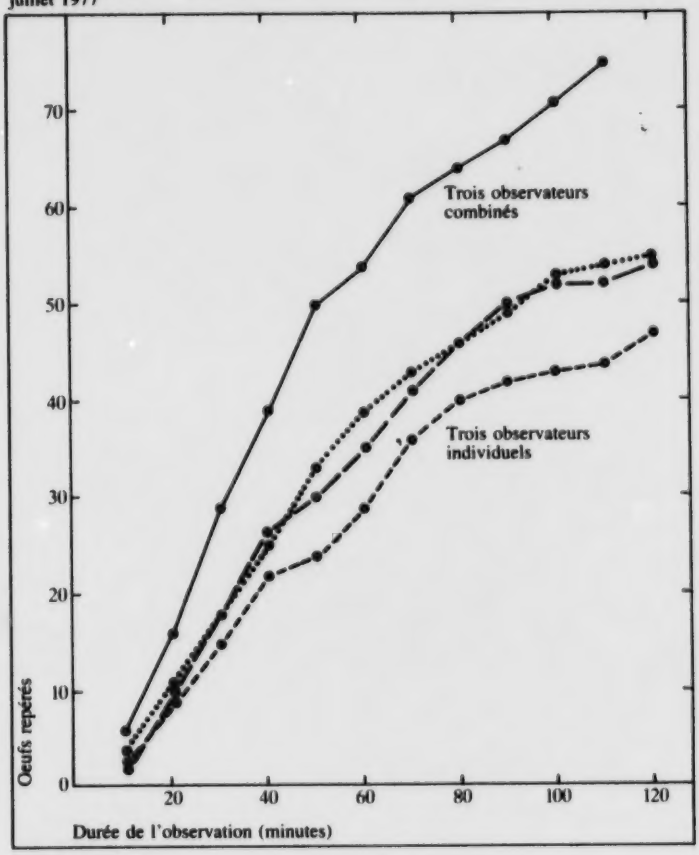


Figure 53
Graphique cumulatif du nombre de nouveaux oeufs observés, par périodes de 10 minutes, par un même observateur, par temps couvert, à partir de 12 h le 11 juillet 1977, et par temps ensoleillé, à partir de 9 h 30 le 12 juillet 1977, dans le secteur S1

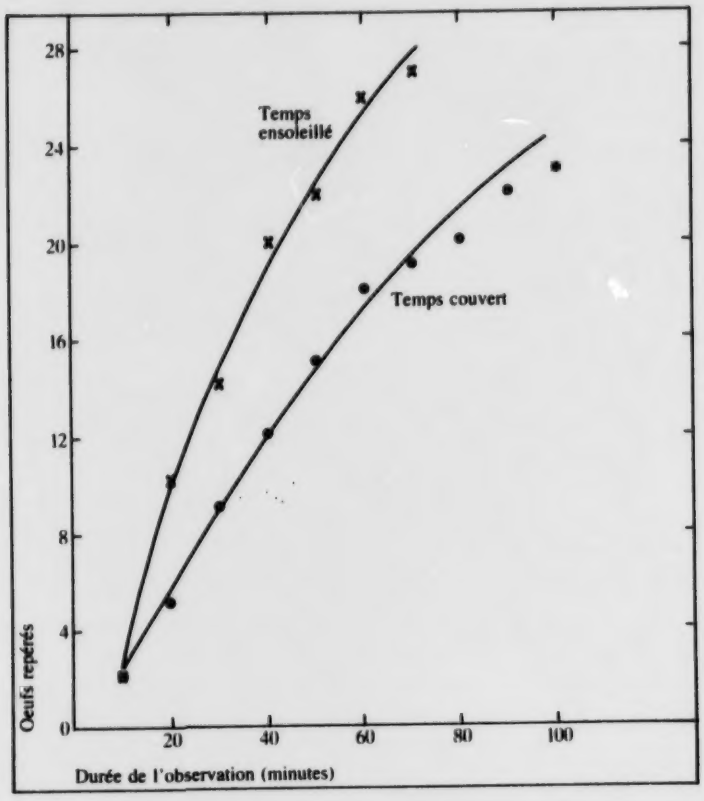


Figure 54
Distribution du nombre de jours de la période d'incubation pendant lesquels les oeufs ont été réellement observés, dans le secteur S1 (partie ombragée), comparativement à la distribution de Poisson (ligne grasse) pour la même moyenne

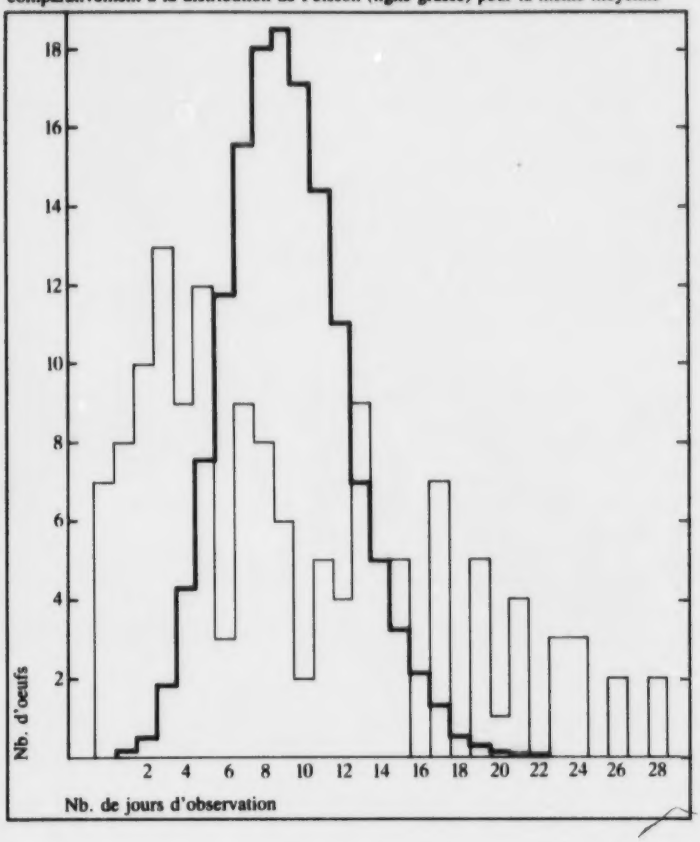


Figure 55
Distribution des dates de ponte observées à 48 heures près dans tous les secteurs, en 1976 et 1977, et dans S1, en 1975 et 1977. Les dates sont présentées en périodes de deux jours

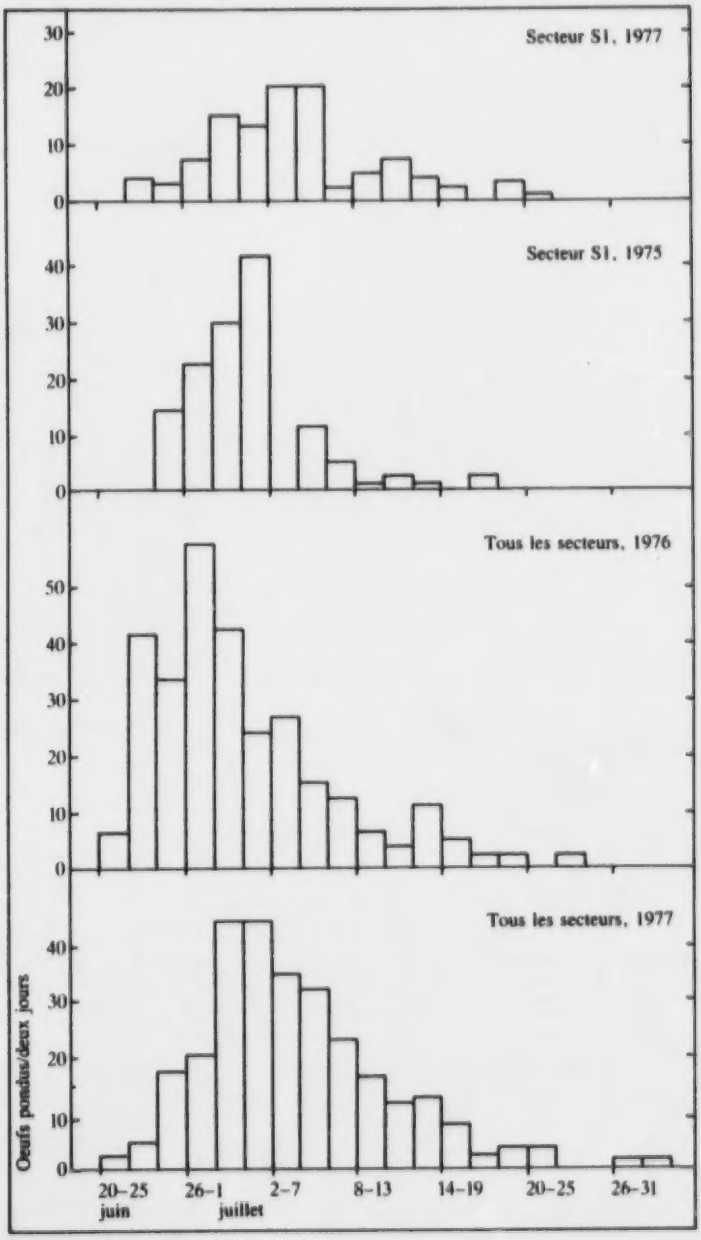


Figure 56
Proportion des oeufs remplacés par rapport aux dates où l'oeuf de première couvée a disparu, en 1977. La taille des échantillons indique le nombre d'oeufs pour lesquels la date de disparition est connue

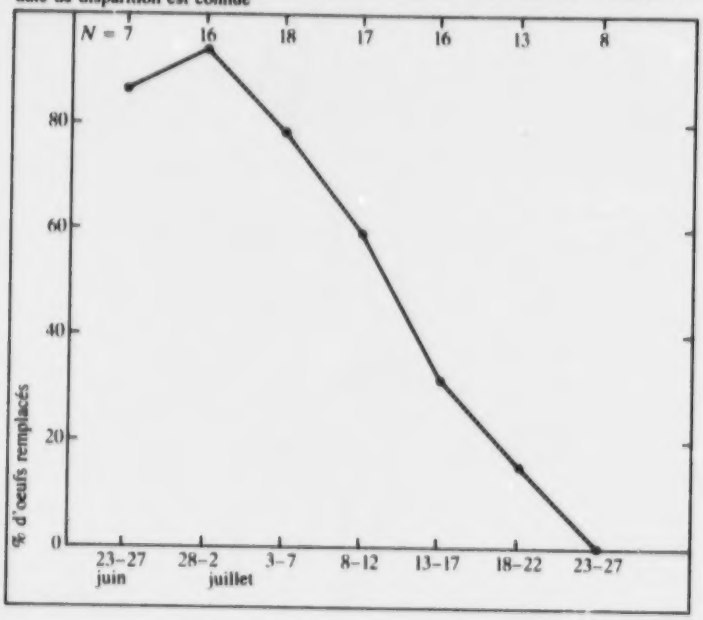


Figure 57
Laps de temps s'écoulant entre la disparition d'un oeuf et son remplacement, pour des périodes connues à 48 heures près, en 1977

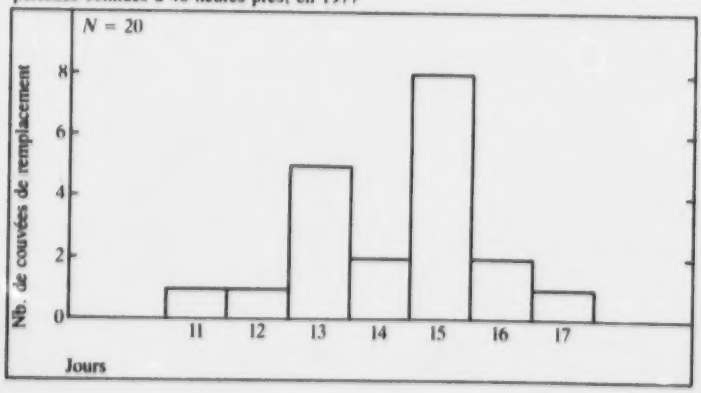


Figure 58
Durées de l'incubation déterminées à partir des dates de ponte et d'éclosion connues à 48 heures près. (L'incubation de quatre oeufs n'entre pas dans l'intervalle de 1976.)

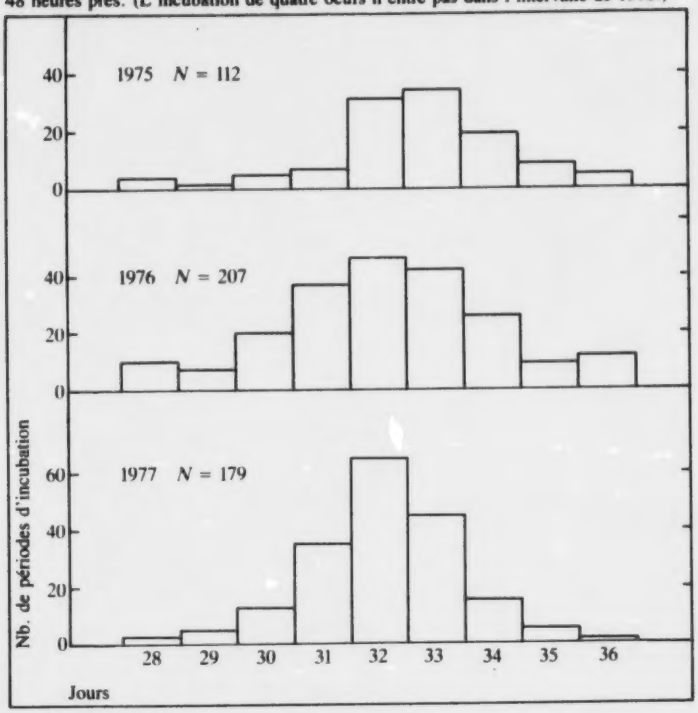


Figure 59
Progression cumulative de l'éclosion pendant les trois saisons, exprimée en périodes de deux jours. Faute de données, le secteur Q4 n'apparaît pas pour 1975

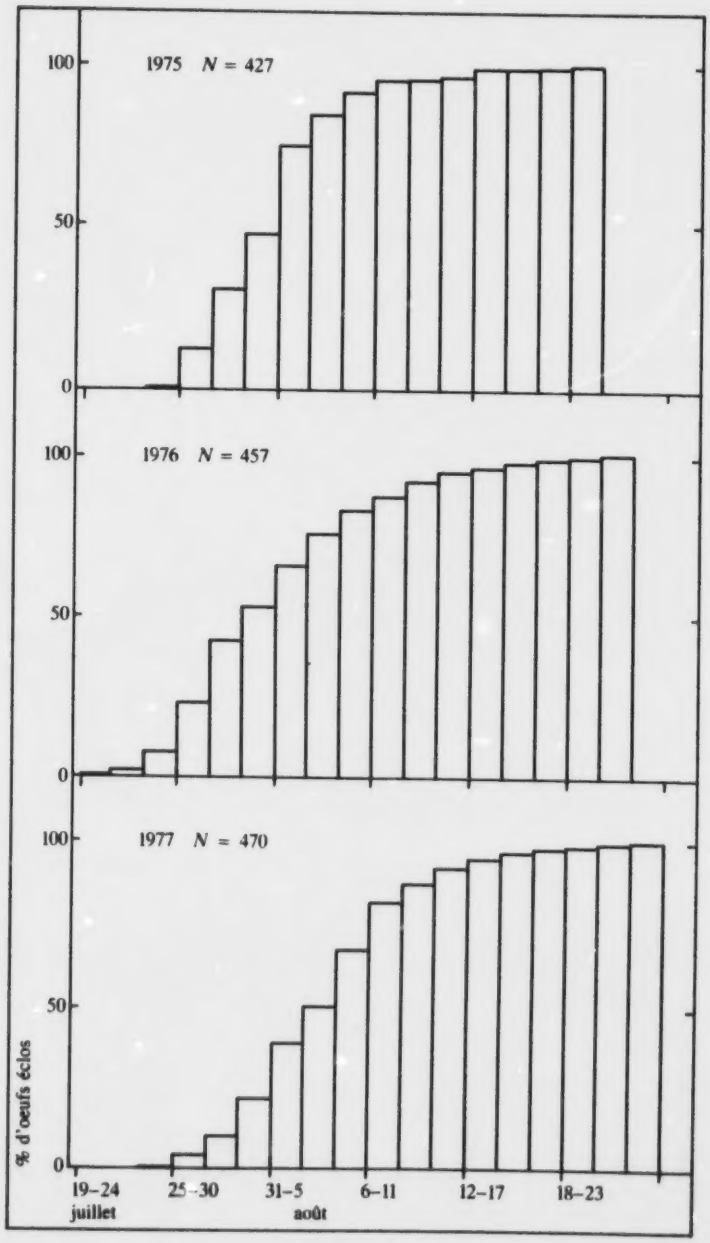


Figure 60
Nombre d'oisillons éclos par périodes de deux jours, dans sept secteurs d'étude, en 1977

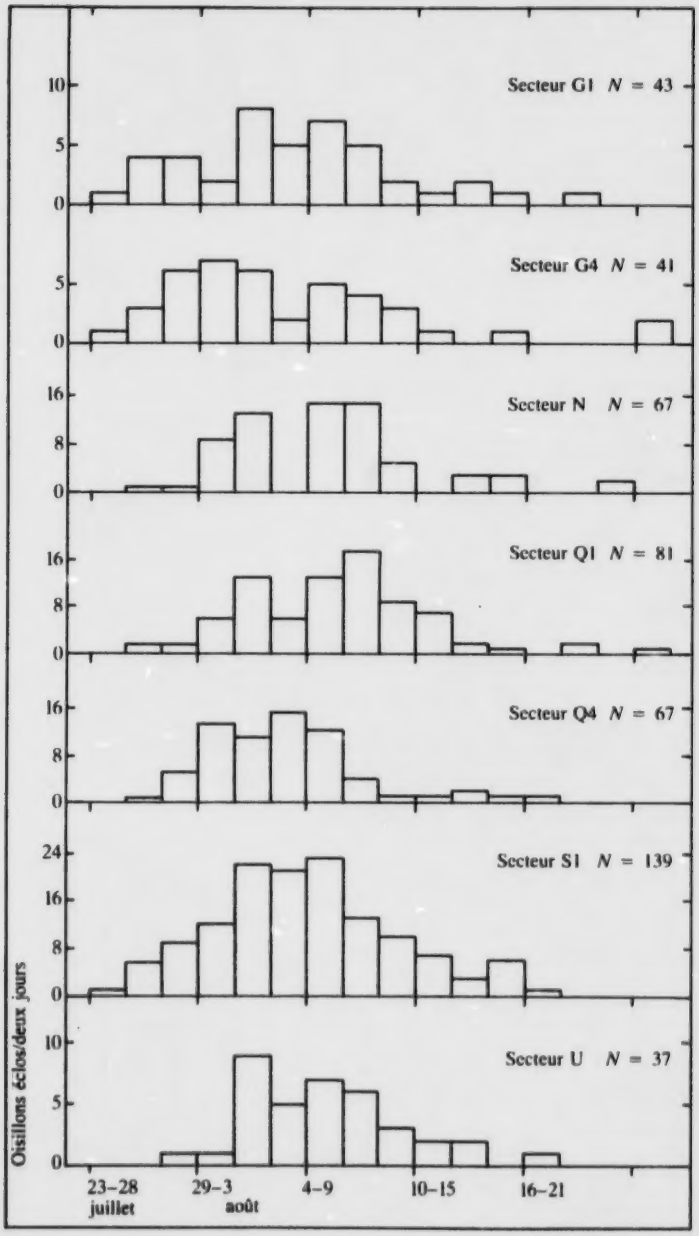


Figure 61
Nombre d'oisillons prenant leur envol chaque jour, en 1975, 1976 et 1977. Chaque colonne représente le nombre d'oisillons qui se sont envolés pendant la nuit précédente. La ligne pleine donne la vitesse moyenne des vents à 7 h et à 19 h la nuit précédente. Les annexes 15 à 17 fournissent des détails sur le nombre d'envols

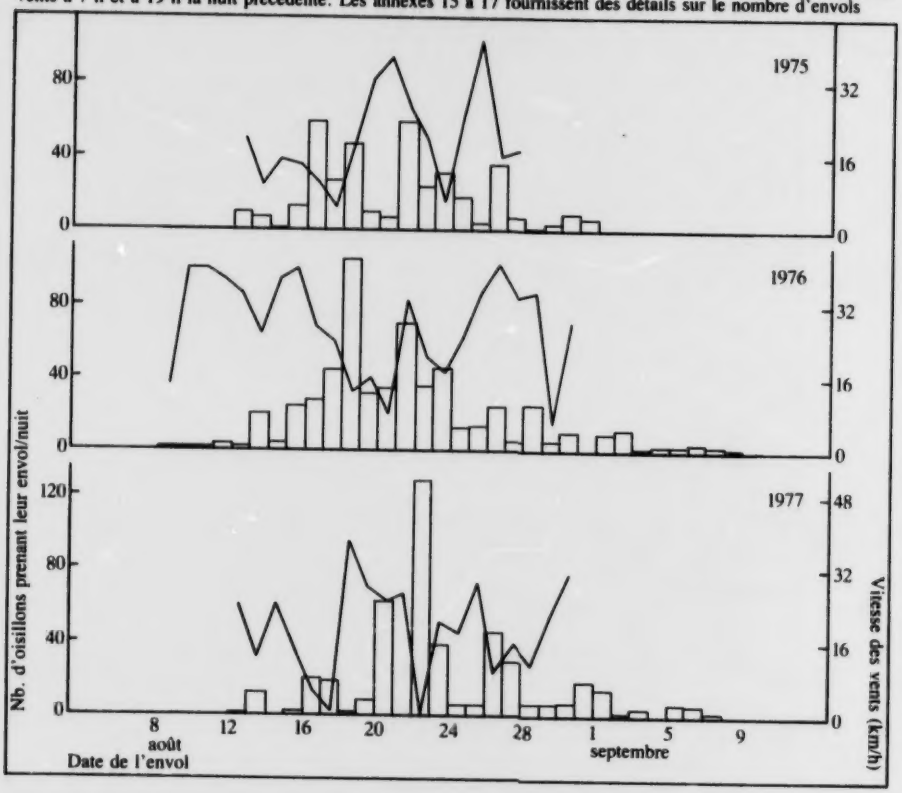


Figure 62
Âge des oisillons au moment de l'envol dans tous les secteurs, en 1976 et 1977, calculé à partir des dates d'éclosion et d'envol connues à 48 heures et à 24 heures près respectivement. La partie ombrée de l'histogramme de 1977 donne l'âge des oisillons dont l'envol a été vu. Comparaison des moyennes de 1976, 1977, $t = 5,85$, $P<0,001$. Comparaison des variances, $F = 1,93$, $P<0,001$

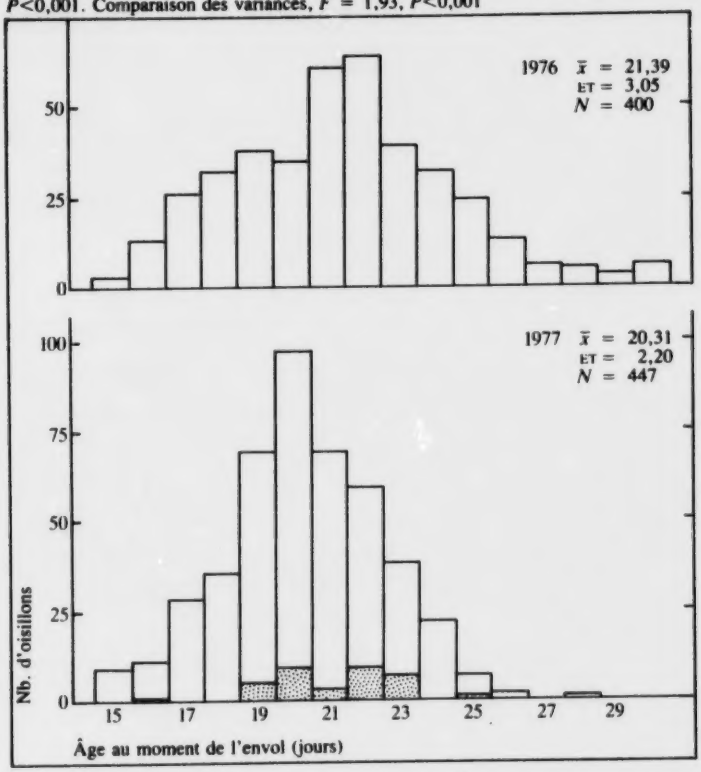


Figure 63
Comparaison de l'âge des oisillons qui se sont envolés après une période de vents modérés avec celui des oisillons qui se sont envolés après deux jours de vents forts; Mann-Whitney $U = 2097$, $Z = 5{,}3$, $P<0{,}002$

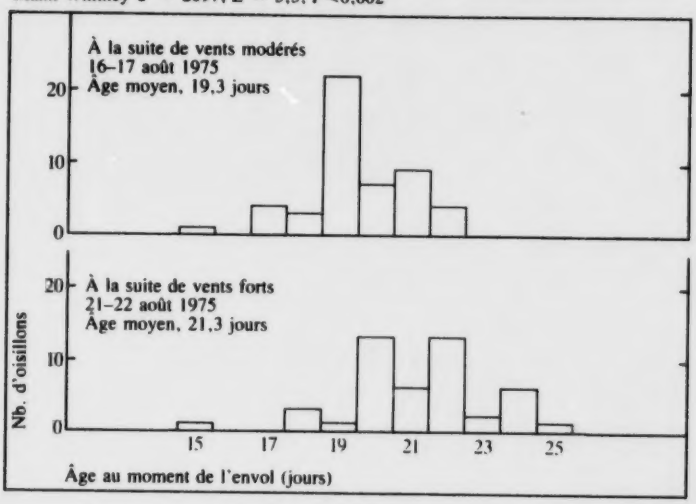


Figure 64
Âge au moment de l'envol par rapport à la date d'éclosion pendant les trois années. Coefficient de corrélation des rangs : 1975, $r_s = -0{,}79$, $P<0{,}05$; 1976, $r_s = -0{,}95$, $P<0{,}01$; 1977, $r_s = -0{,}90$, $P<0{,}01$. Les données proviennent des annexes 18 à 20

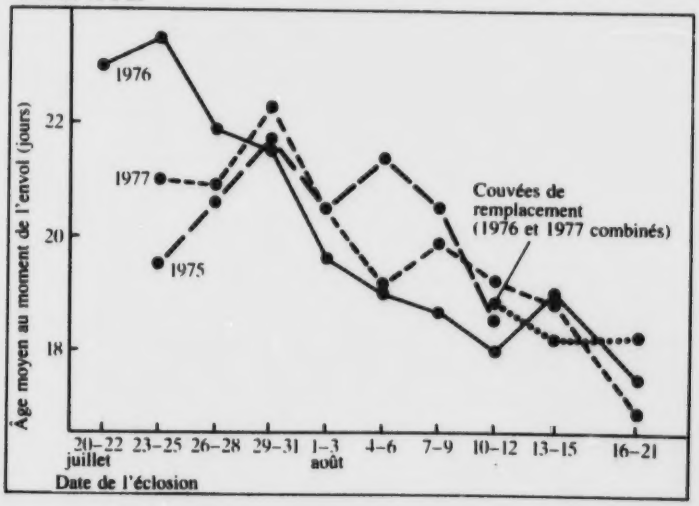


Figure 65
Pertes d'oeufs et d'oisillons (en 1977) par rapport au temps écoulé après la ponte (échelle inférieure) et l'éclosion (échelle supérieure). Les deux axes horizontaux présentent une échelle de $\log_{10}$. Les pertes sont calculées en pourcentages du nombre d'oeufs ou d'oisillons présents au début de la période. Treize oeufs dont le moment de disparition est inconnu ont été répartis proportionnellement entre lès six périodes

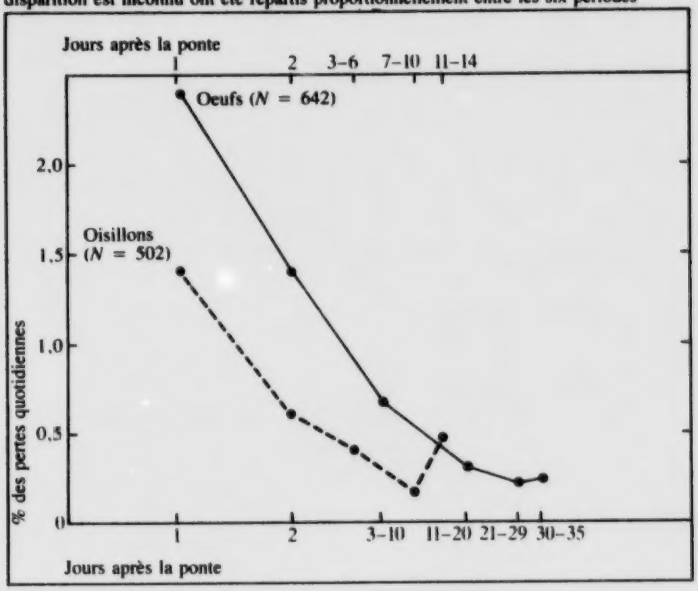


Figure 66
Éclosions réussies par rapport à la date de ponte, en 1976 et 1977. Les dates sont groupées par périodes de 5 jours

	N				
1977	15	67	74	54	41
1976 (non comp. Q1)	57	98	49	18	16
1976 (y comp. Q1)	64	115	60	23	16

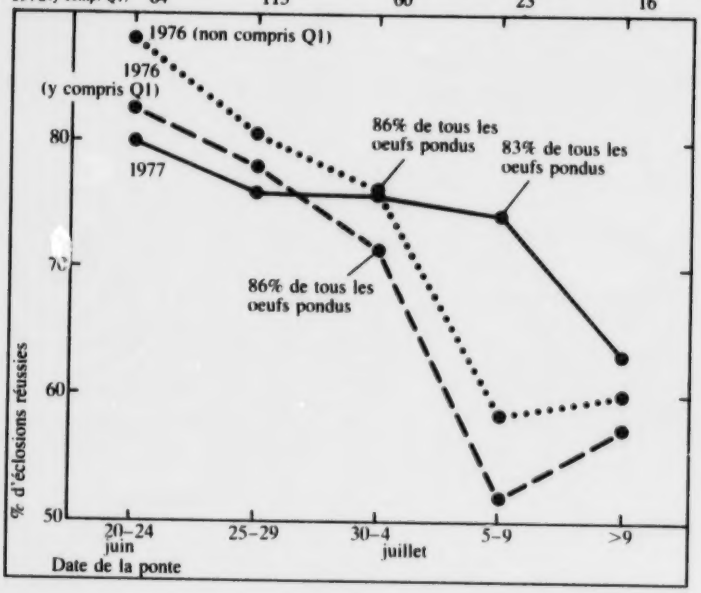


Figure 67
Nombre d'oisillons envolés par rapport à la date d'éclosion au cours des trois années. Les valeurs de 1975 ne comprennent par Q4, celles de 1976 incluent les secteurs S3 et M

	N						
1975	—	139	125	33	15	3	—
1976	57	217	202	70	35	13	10
1977	—	65	166	169	48	19	5

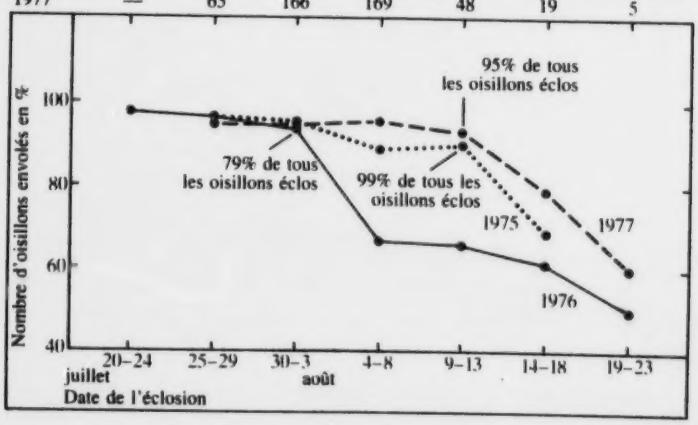


Figure 68
Réussite de la reproduction par rapport à la date de ponte au cours des trois années. Les valeurs pour 1975 proviennent du secteur S1 seulement

			N		
1975	7	57	44	12	—
1976	62	116	60	23	26
1977	15	68	88	55	42

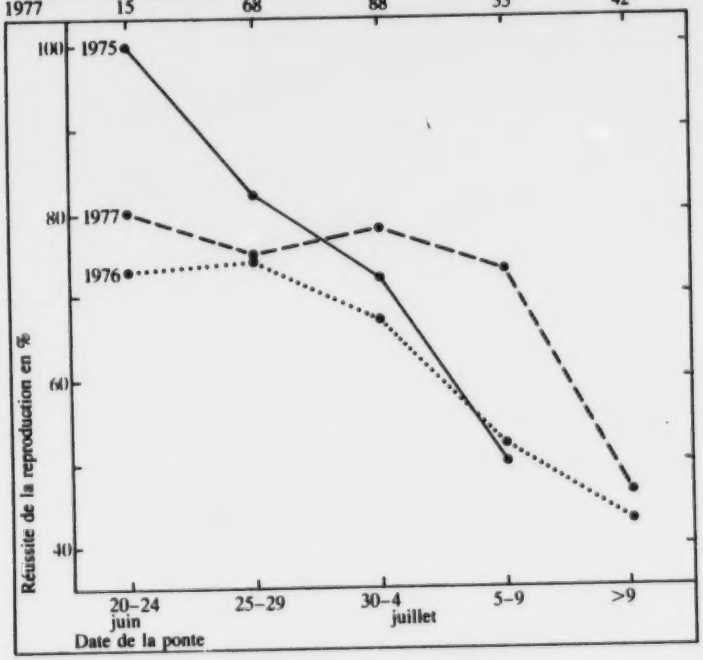


Figure 69
Proportion d'oeufs qui ont été pondus sur des sites inoccupés en 1976, par rapport à la date d'éclosion en 1977. Les dates sont groupées en périodes de cinq jours

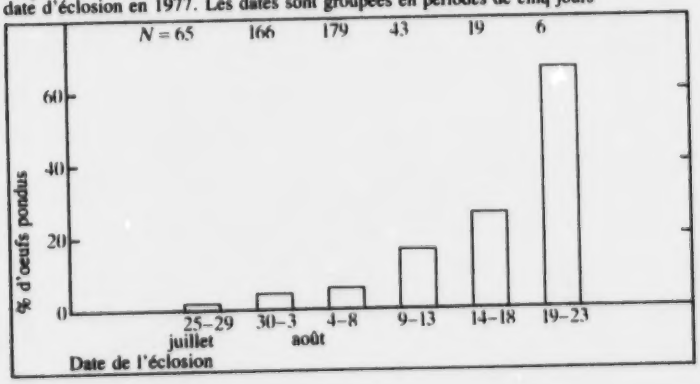


Figure 70
Répartition des marmettes adultes dans une zone représentative de la colonie de la Falaise Est (près du secteur U). Les dénombrements sont ceux des oiseaux présents le 21 juillet 1976 (12 h 30)

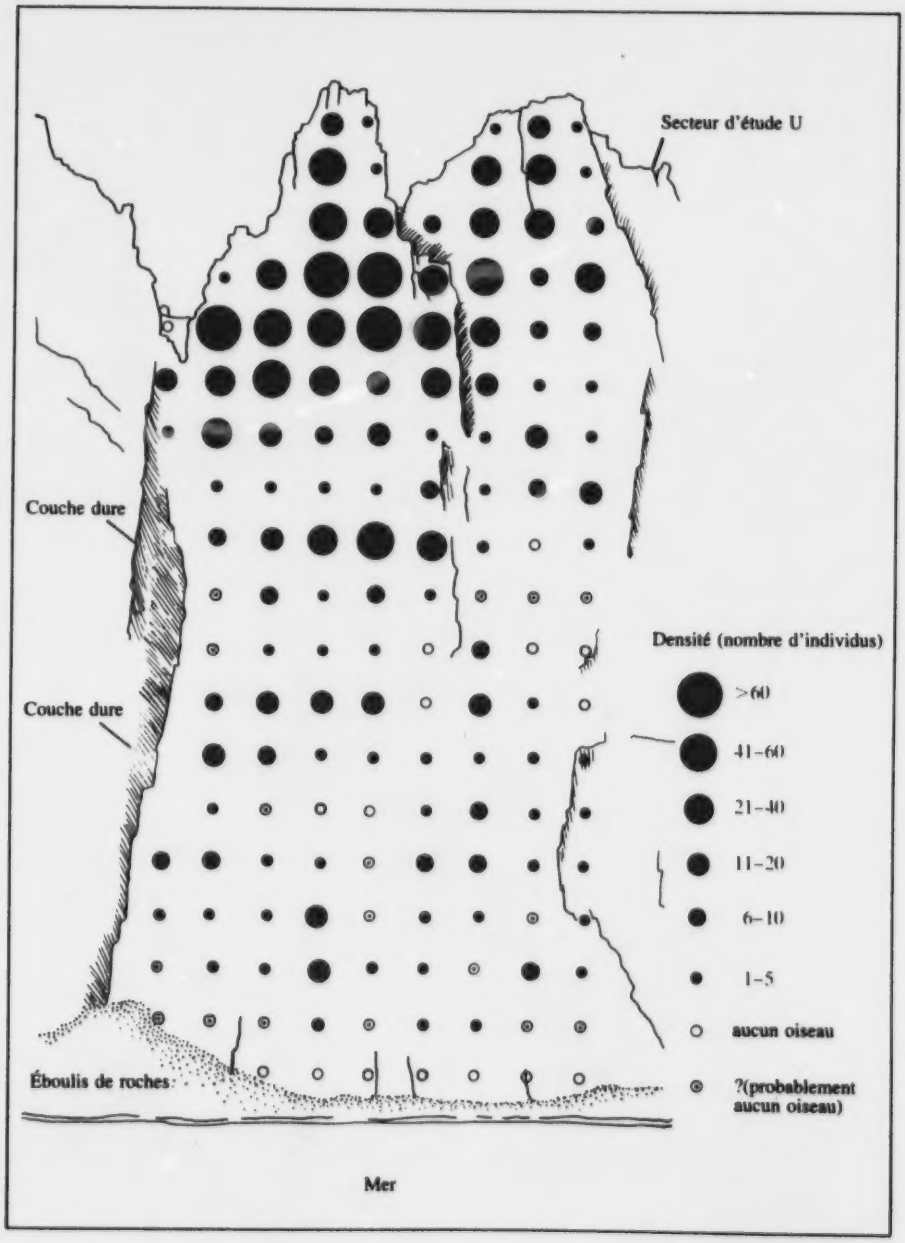


Figure 71
Représentation schématique des caractéristiques 1 à 6 des sites de reproduction utilisés par la Marmette de Brünnich, indiquant les diverses catégories de chacun d'eux

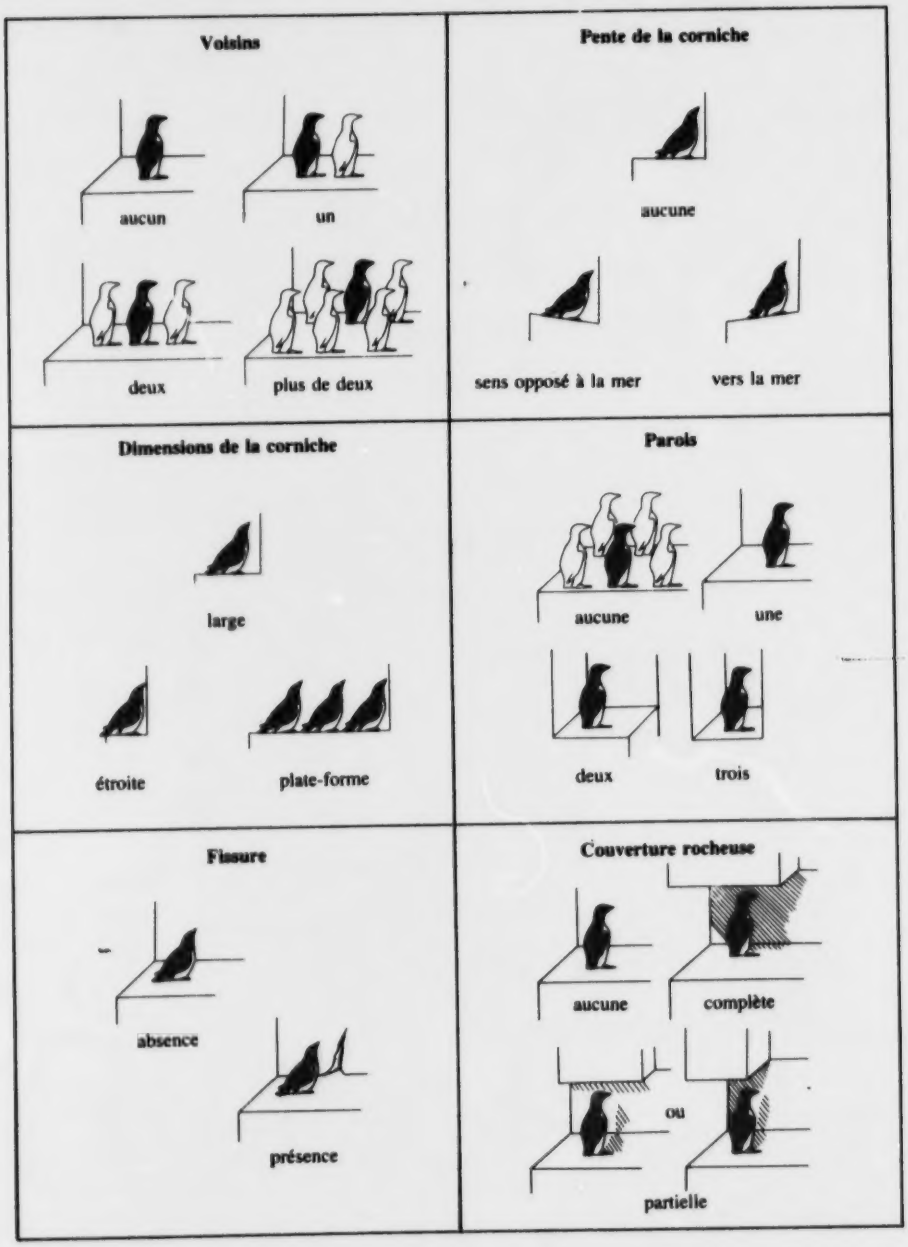


Figure 72
Croquis montrant la répartition des oisillons éclos hâtivement dans le secteur S1, en 1976

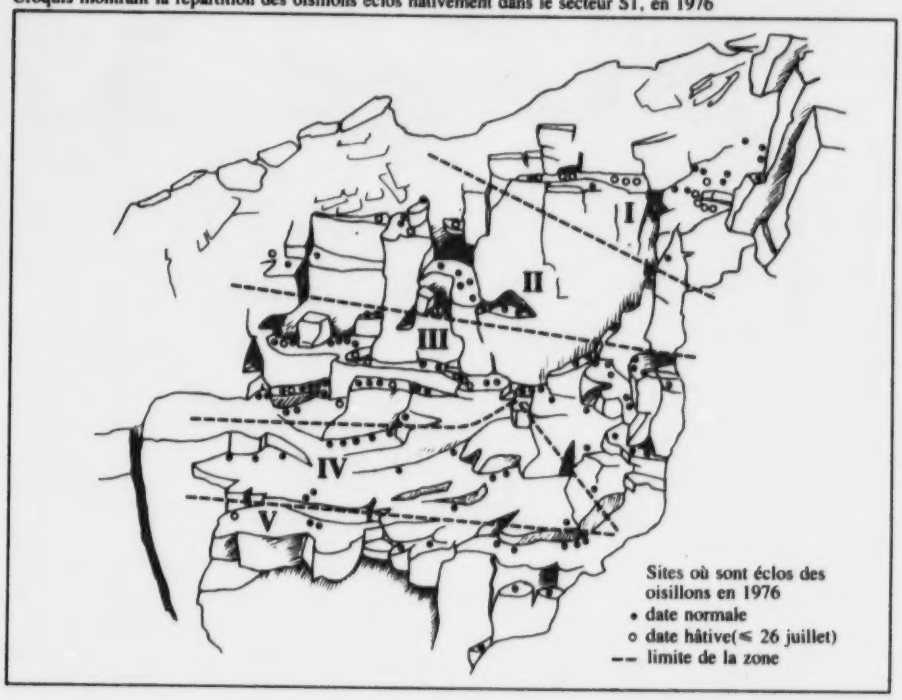


Figure 73
Croquis montrant la répartition des oisillons éclos hâtivement (≤ 26 juillet) dans le secteur S1 en 1975, 1976 et 1977, ainsi que tous les sites où la date d'éclosion a été relevée au cours des trois années

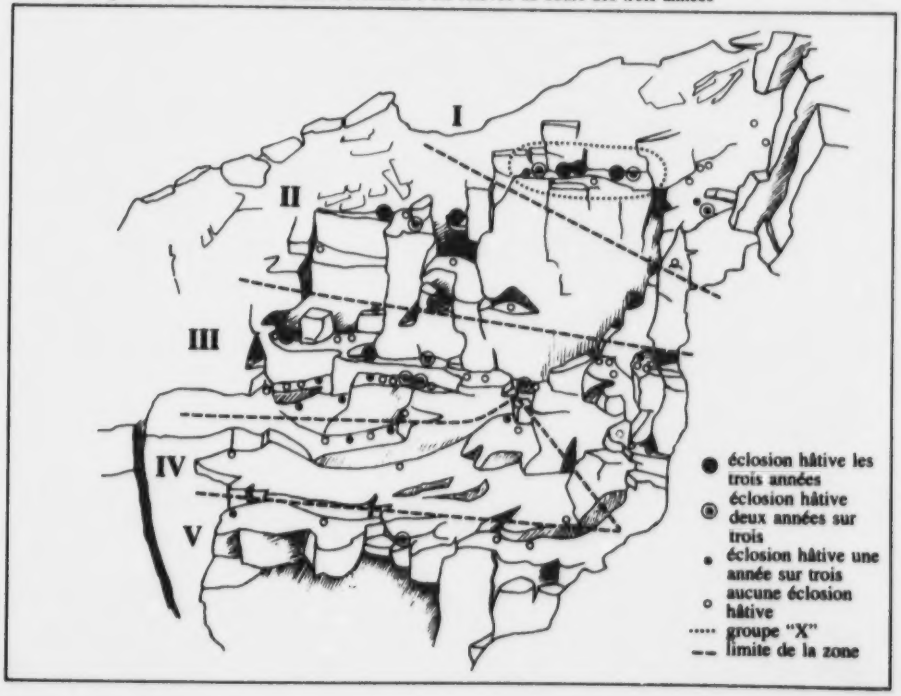


Figure 74
Indices de volume des oeufs par rapport aux classes de couleur de fond (les classes 1 et 2 sont combinées). Pour de plus amples détails, voir le texte

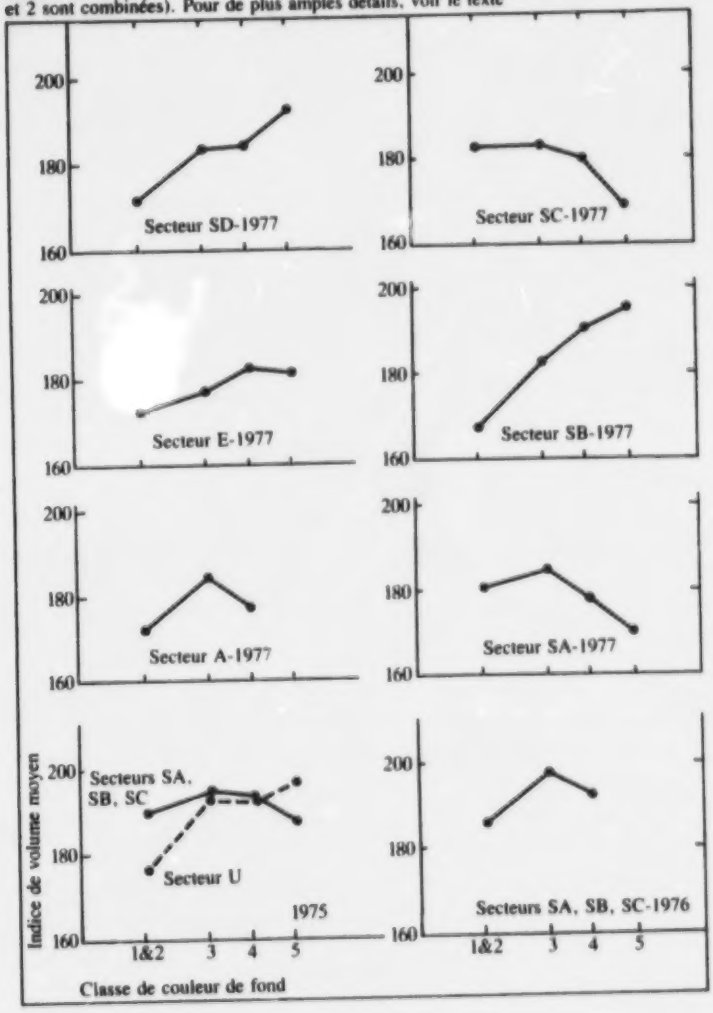


Figure 75
Longueur moyenne des tectrices primaires par rapport à l'âge des jeunes, mesurée dans le secteur S, en 1977. Les lignes verticales représentent un écart type

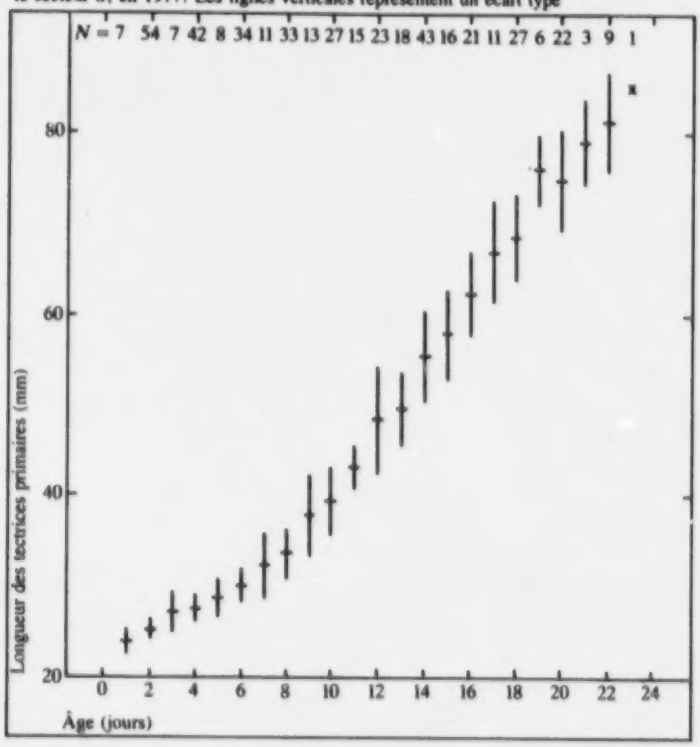


Figure 76
Courbes de croissance de cinq jeunes choisis au hasard parmi les oisillons pesés dans le secteur d'étude S, en 1976

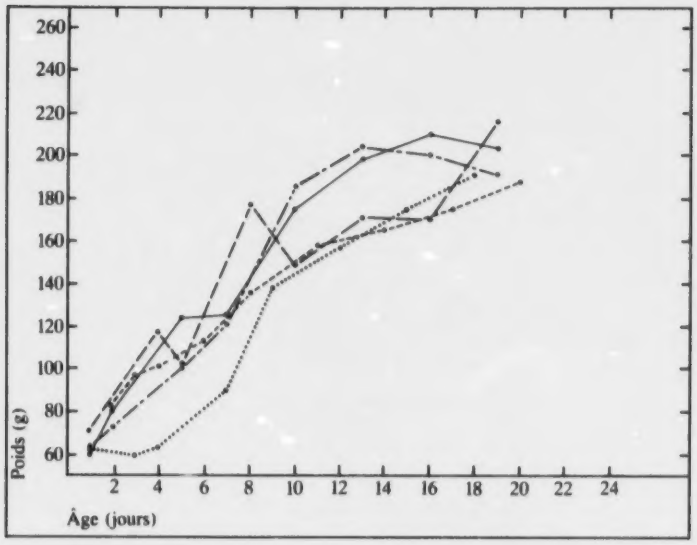


Figure 77
Courbes de croissance de cinq jeunes choisis au hasard parmi les oisillons pesés dans le secteur d'étude S, en 1977 (la même série de nombres aléatoires a été utilisée pour les échantillons de 1976 et de 1977)

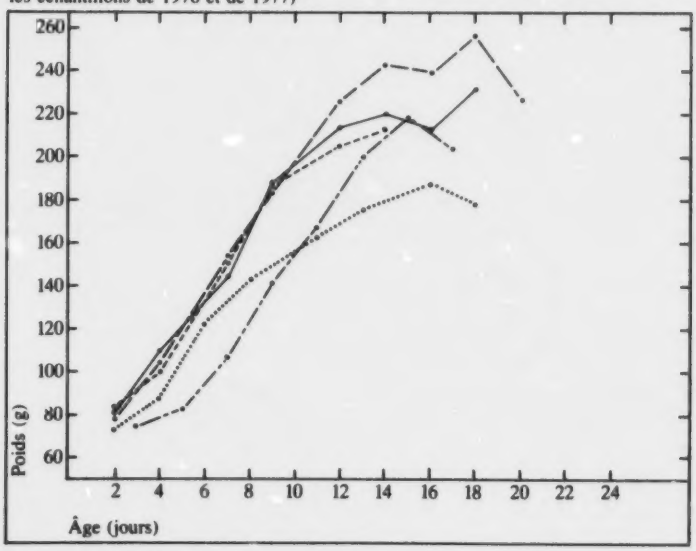


Figure 78
Poids moyens des jeunes, mesurés en 1976 en fonction de l'âge, et courbe de croissance lissée pour le même échantillon, tracée par interpolation linéaire, pour estimer le poids des oisillons les jours sans pesée

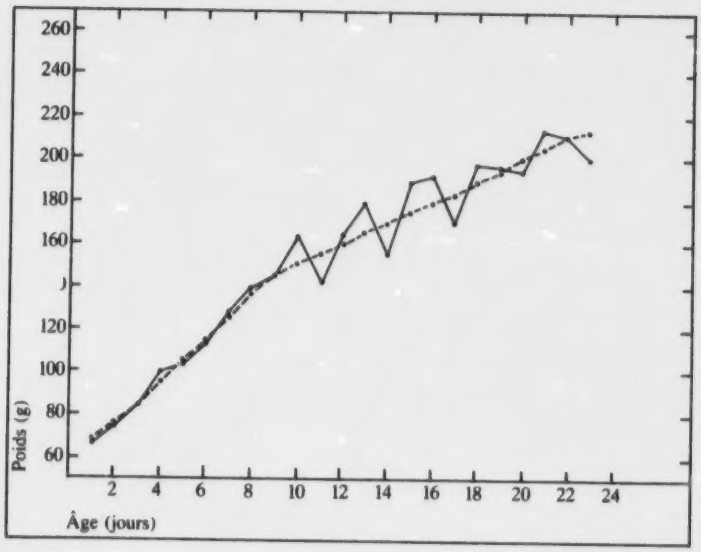


Figure 79
Courbes de croissance lissées pour tous les jeunes pesés en SA, SB et SC combinés en 1975, 1976 et 1977

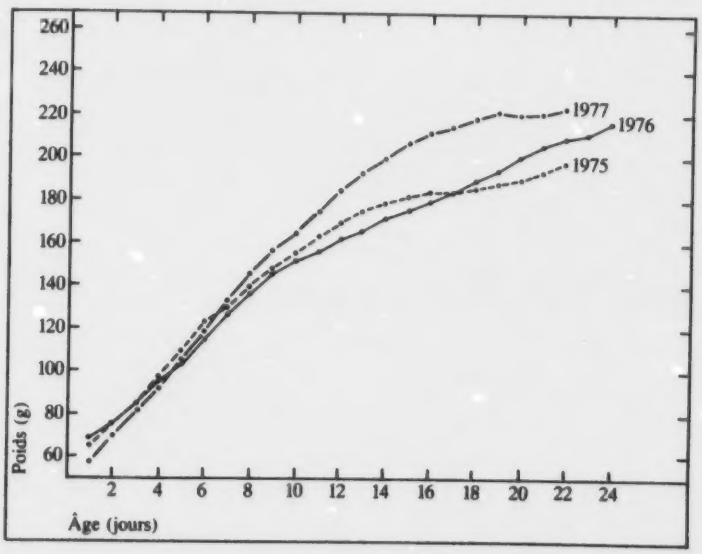


Figure 80
Augmentations moyennes du poids quotidien des jeunes pesés en SA, SB et SC combinés en 1975, 1976 et 1977, et écarts normaux des augmentations

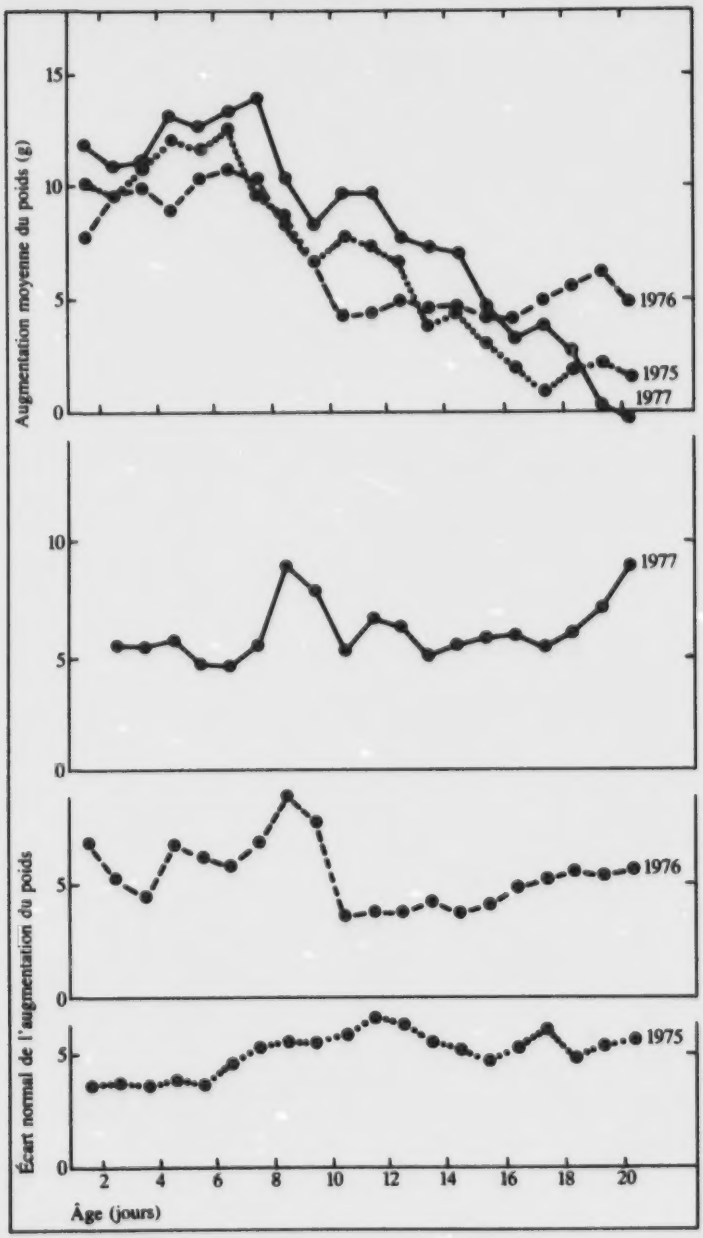


Figure 81
Courbes de croissance lissées pour deux cohortes de jeunes pesés en S, en 1975 : *a*) jeunes éclos entre les 26 et 28 juillet; et *b*) jeunes éclos les 29 et 30 juillet. Les flèches indiquent les points d'inflexion

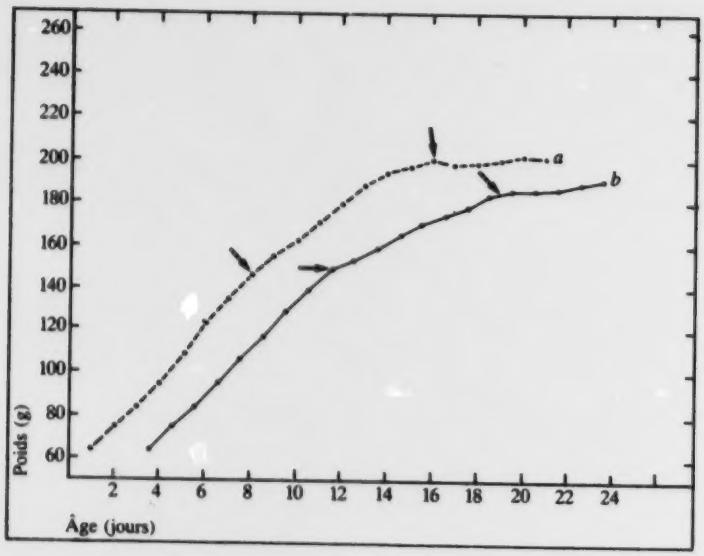


Figure 82
Courbes de croissance lissées pour les jeunes dont l'éclosion était hâtive (avant le 29 juillet) et ceux dont l'éclosion était tardive (après le 6 août), pesés en S, en 1977: *a*) jeunes éclos avant le 29 juillet; et *b*) jeunes éclos après le 6 août. Les flèches indiquent les points d'inflexion

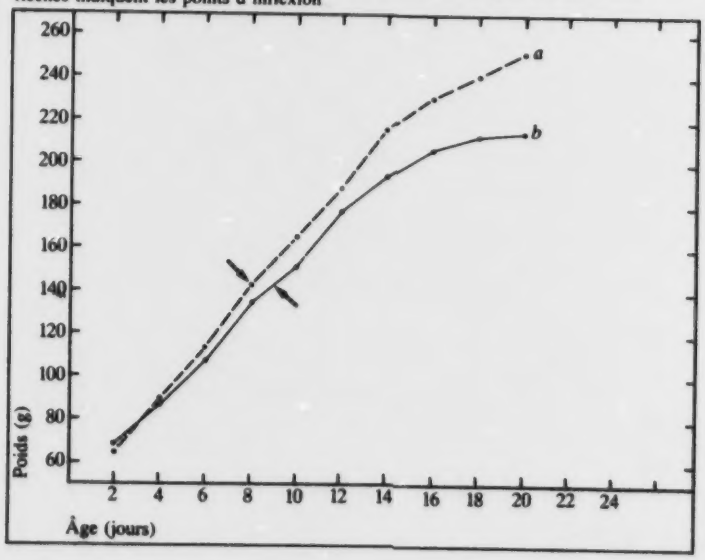


Figure 83
Courbes de croissance lissées pour deux cohortes de jeunes pesés en S, en 1976: *a*) jeunes éclos entre les 23 et 25 juillet; et *b*) jeunes éclos entre les 26 et 28 juillet. Les flèches indiquent les inflexions, et les points, les jeunes pesés à la colonie de la flèche nord, le 11 août 1976 (l'âge est estimé en fonction de la longueur des tectrices primaires)

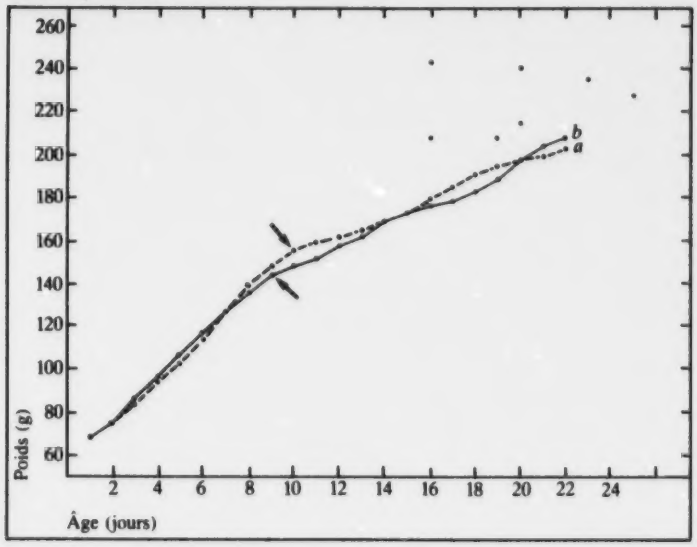


Figure 84
a) Courbes de croissance des jeunes pesés en E et en S, en 1977, *b*) coefficients de variation. Aucune interpolation n'est comprise

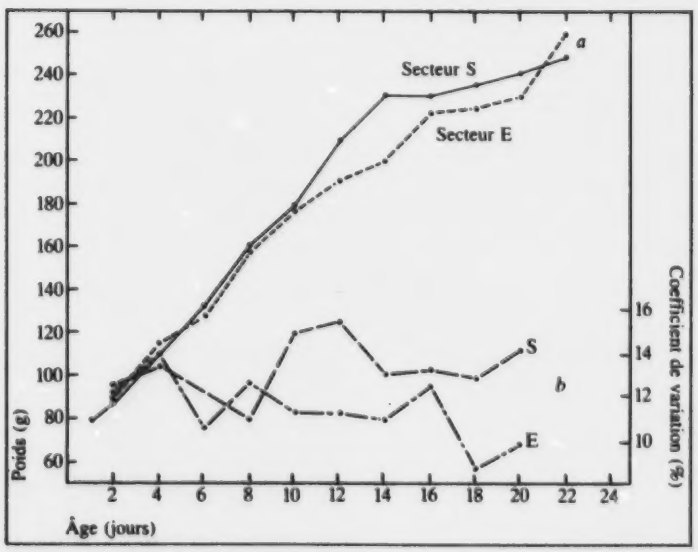


Figure 85
Interaction de la qualité des parents et des conditions environnementales dans la détermination des taux de croissance et de l'âge à l'envol des jeunes Marmettes de Brünnich

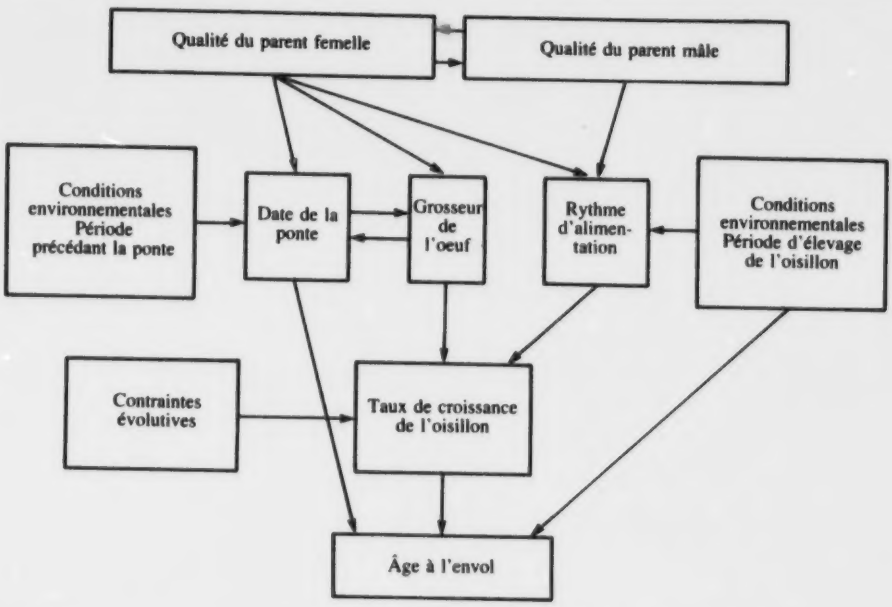


Figure 86
Rythmes d'alimentation moyens des oisillons relevés au cours d'observations en S1, en 1975 et 1976, et en S1 et U combinés, en 1977

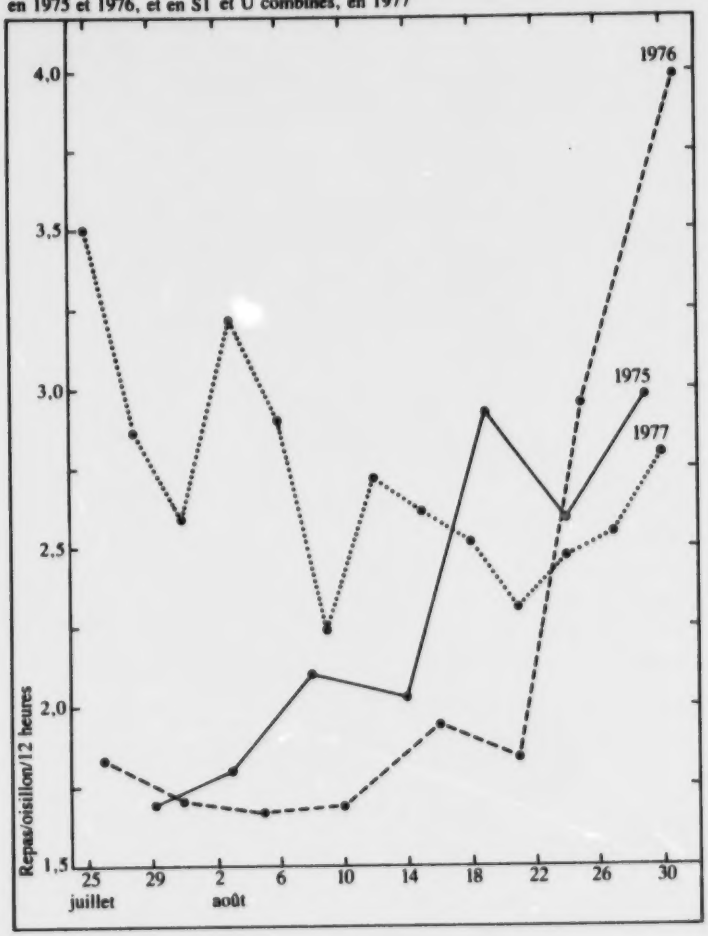


Figure 87
a) Rythmes d'alimentation des oisillons relevés au cours d'observations de quatre heures, en S1 et en U, en 1977, et *b*) pourcentage de jeunes mesurés en S et dont l'augmentation de poids est supérieure à l'augmentation médiane pour leur classe d'âge. La flèche sur le graphique *a* indique la valeur obtenue au cours d'une observation de deux heures, en S1, le 19 août 1977

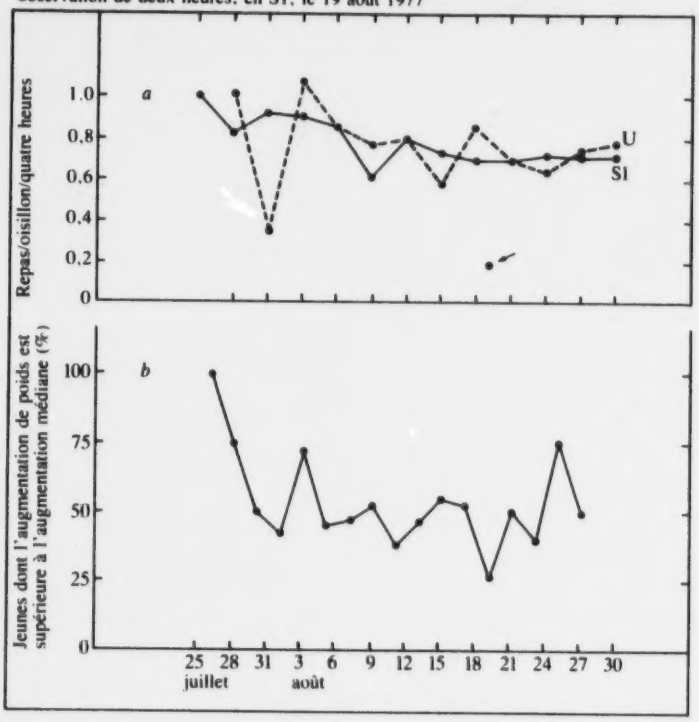


Figure 88

Répartition du nombre de repas reçus par les oisillons *a*) au cours des trois premières observations de douze heures suivant leur éclosion, en 1975, et *b*) au cours des cinq premières observations de quatre heures, en 1977. Les histogrammes en pointillés indiquent la distribution de Poisson pour les mêmes moyennes. L'histogramme ombré, pour 1975, représente les jeunes éclos en juillet seulement. Les distributions observées par rapport à la distribution de Poisson prévue donnent : 1977, chi^2 = 18,51, df 7, $P<0,01$; 1975, chi^2 = 5,22, df 7, P = 0,5–0,7; 1975, jeunes éclos en juillet seulement, chi^2 = 10,21, df 7, P = 0,1–0,2 (les classes 0–2 et 9–10 ont été combinées afin d'augmenter les fréquences)

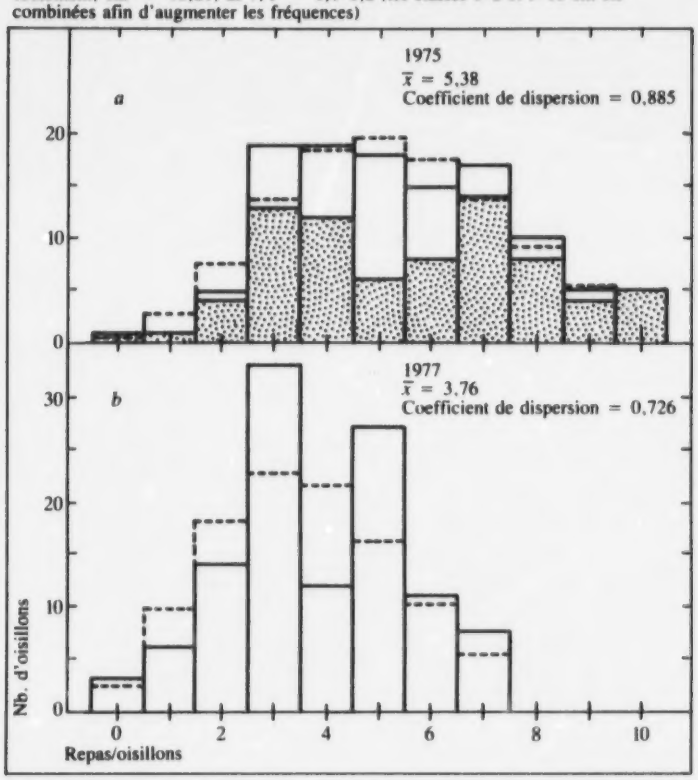


Figure 89
Croquis du secteur S1 montrant l'emplacement des oisillons ayant eu un rythme d'alimentation supérieur au rythme médian (1975 = six repas; 1977 = cinq repas) pendant les trois premières observations de douze heures après leur éclosion, 1975 (▲) et pendant les cinq premières observations de quatre heures, en 1977 (○). L'emplacement des oisillons dont le rythme d'alimentation n'a pas dépassé le rythme médian au cours de l'une ou l'autre des années est indiqué par un point (•). Les lignes continues délimitent les trois zones du secteur (pour de plus amples détails, voir le texte). (D'après une photographie du secteur d'étude, annexe 1.)

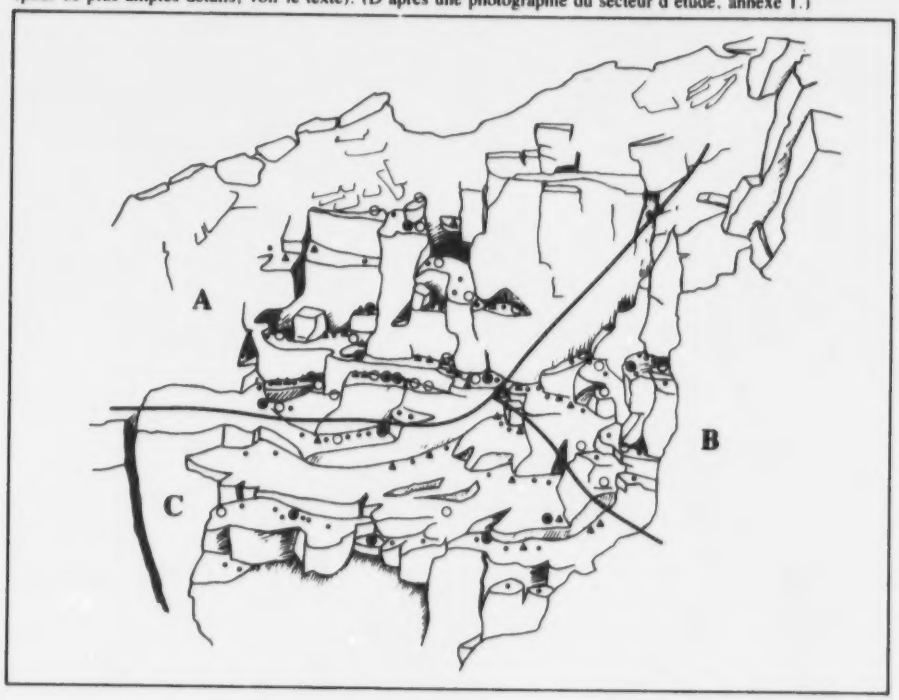


Figure 90
Rythmes d'alimentation des oisillon en S1, en 1975 et 1976, et en S1 et U en 1977, en fonction de l'âge des oisillons. Les valeurs de 1977 sont dérivées en multipliant par trois les rythmes observés pendant quatre heures

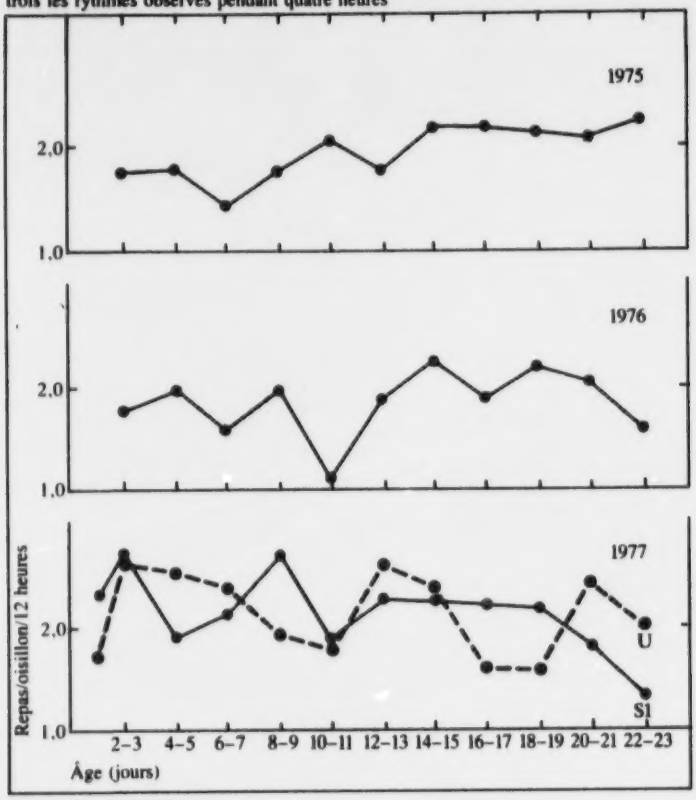


Figure 91
Rythmes d'alimentation observés pendant des observations en S1, en 1975, pour trois cohortes : A, éclos entre le 25 et le 28 juillet; B, éclos entre le 29 juillet et le 1er août; et C, éclos entre le 2 et le 5 août; D, moyenne pour toutes les classes d'âge

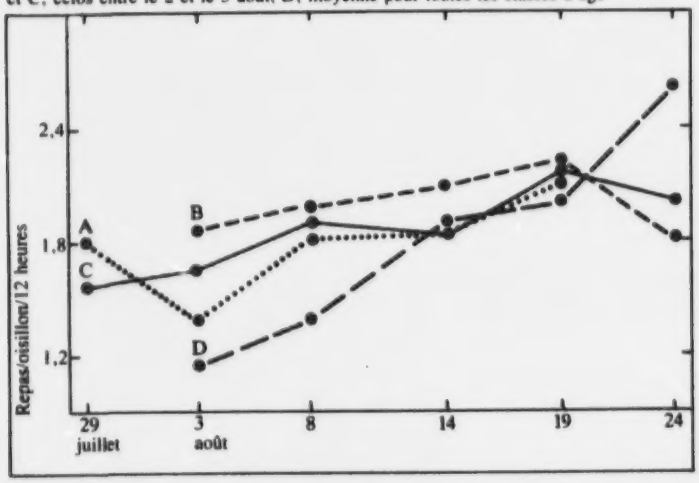


Figure 92
Rythmes d'alimentation des oisillons relevés en S1, en 1975, en fonction de l'âge des oisillons, au cours de quatre observations : A, 8 août (r_s = 0,86); B, 14 août (r_s = 0,14); C, 19 août (r_s = 0,44); et D, 24 août (r_s = 0,98)

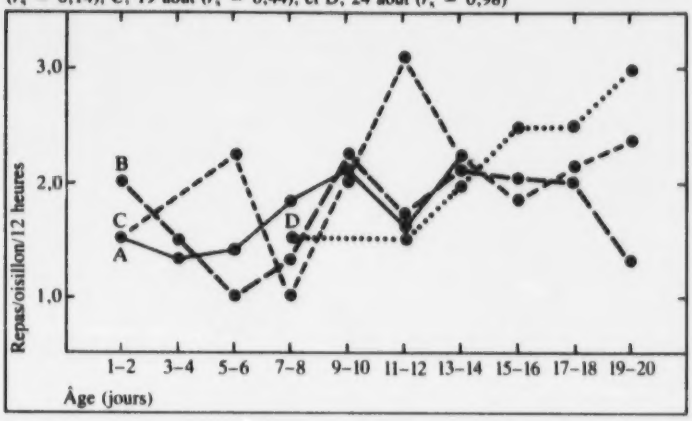


Figure 93
Rythmes d'alimentation des oisillons relevés au cours de six observations en S1, en 1976, par rapport à la date d'éclosion. Les coefficients de corrélation des rangs entre le rythme d'alimentation et l'âge des oisillons sont significatives pour le 5 août (r_s = −0,464, N = 79, P <0,01) et le 21 août (r_s = −0,282, N = 55, P <0,05)

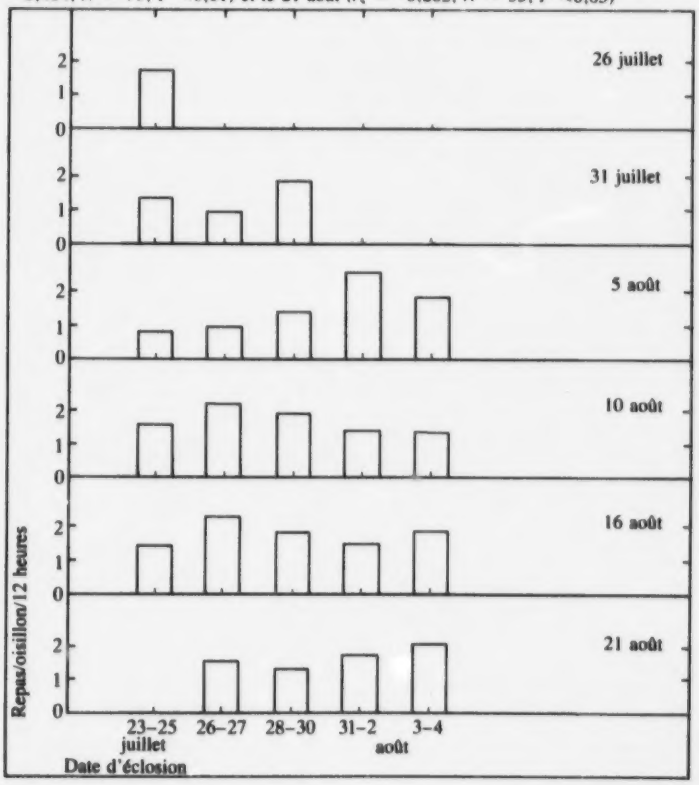


Figure 94
Répartition du nombre d'heures d'intervalle entre les repas de chaque oisillon, au cours d'observations de 24 heures en S1, le 31 juillet et le 21 août 1976, et en U, les 24 et 25 août 1977. Les lignes correspondent à la distribution de Poisson calculée pour les mêmes moyennes. En vérifiant la différence entre les distributions observées et la distribution de Poisson à l'aide du test de Kolmorogov-Smirnov, on obtient : 31 juillet 1976, D = 0,205, $P < 0,01$; et 21 août 1976, D = 0,184, $P < 0,01$. Pour les 24 et 25 août 1977, l'intervalle entre les repas suivant une relève de couvaison (oiseau différent) et l'intervalle entre les repas quand un oiseau revient au site puis repart sans remplacer le couveur (le même oiseau) sont portés séparément sur le graphique

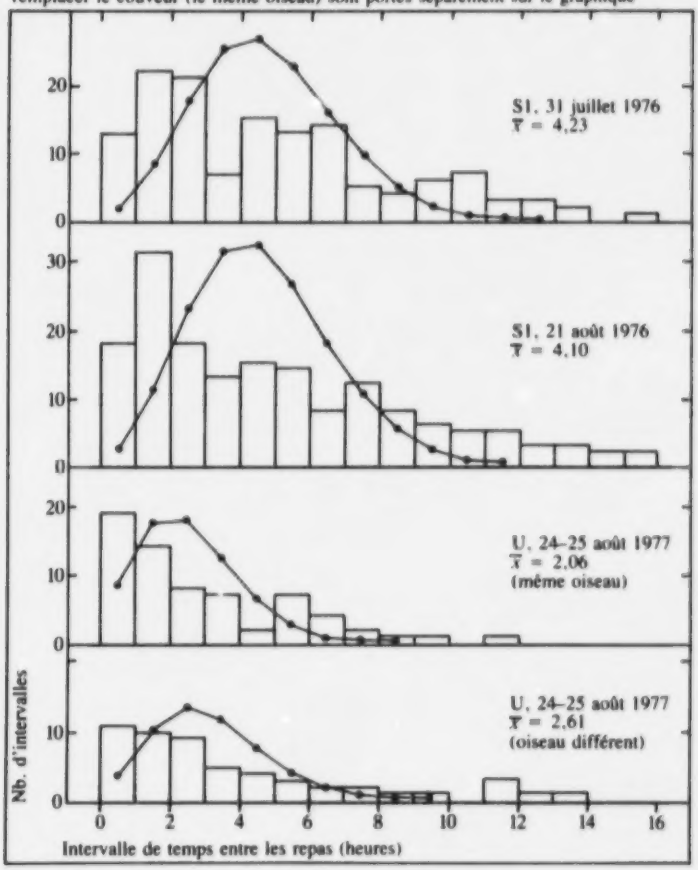


Figure 95
Comparaison entre la longueur des poissons recueillis sur les corniches, en 1977, et celle des poissons pris sur des oiseaux munis d'un collier. La vérification des distributions à l'aide du test de Mann-Whitney donne: U = 2317,5, $P<0,001$

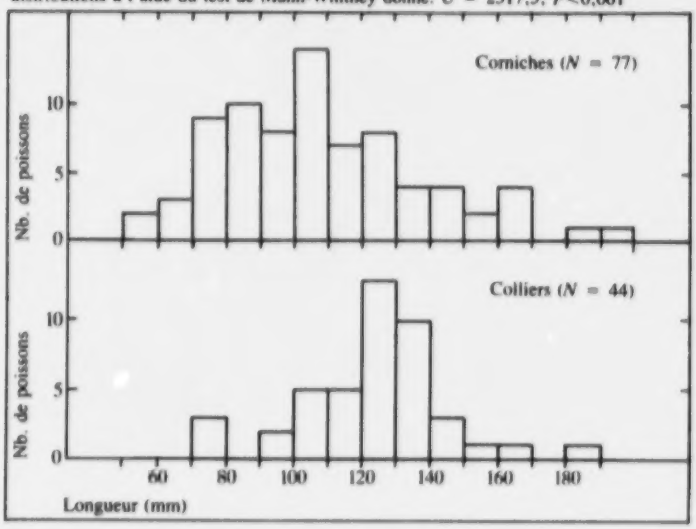


Figure 96
Longueur des poissons recueillis sur les oiseaux porteurs d'un collier, en 1977, selon la date de collecte. Les lignes relient les valeurs (+) moyennes à chaque date de collecte

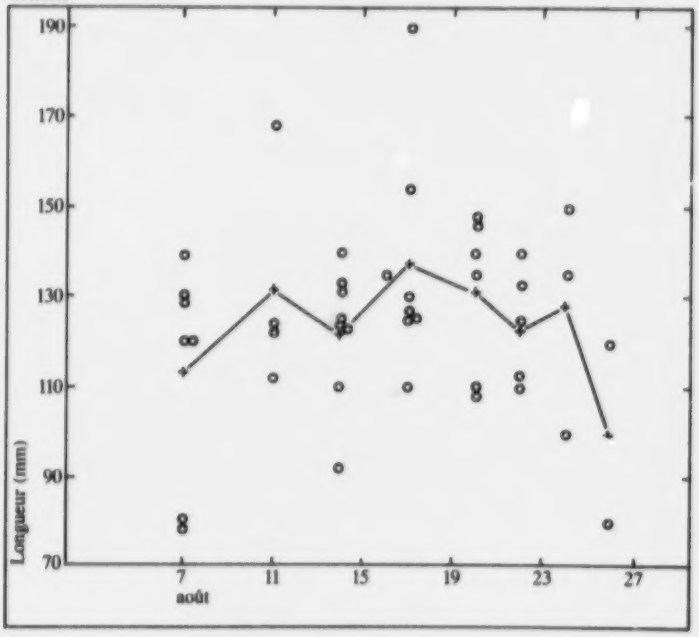


Figure 97
Longueur moyenne, en fonction de la date (mesures de 1975 à 1977 combinées), des testicules les plus grands chez la Marmette de Brünnich de l'île Prince-Léopold. Les traits verticaux indiquent un écart normal de ± 1

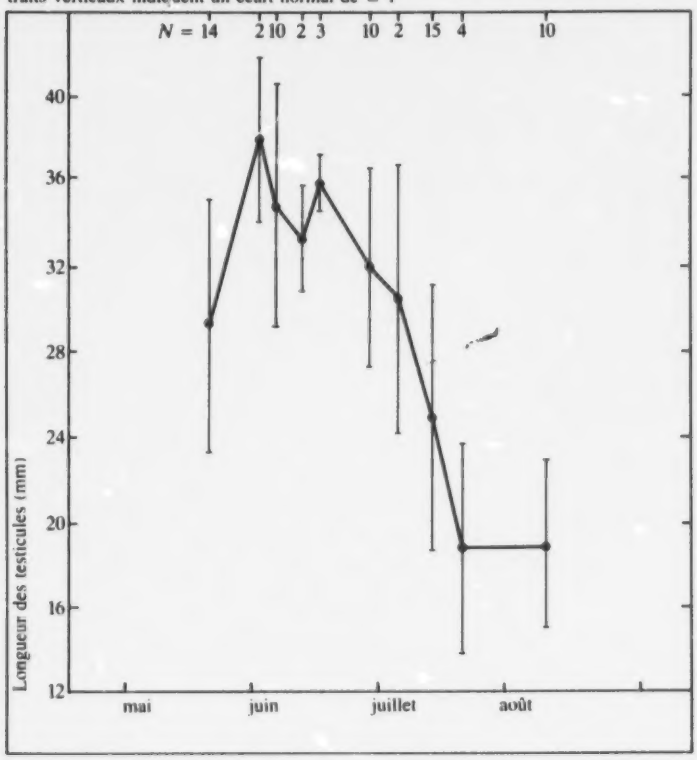


Figure 98
Diamètre moyen, en fonction de la date (mesures de 1975 à 1977 combinées), des ovocytes les plus grands chez la Marmette de Brünnich de l'île Prince-Léopold. Les traits verticaux indiquent un écart normal de ± 1

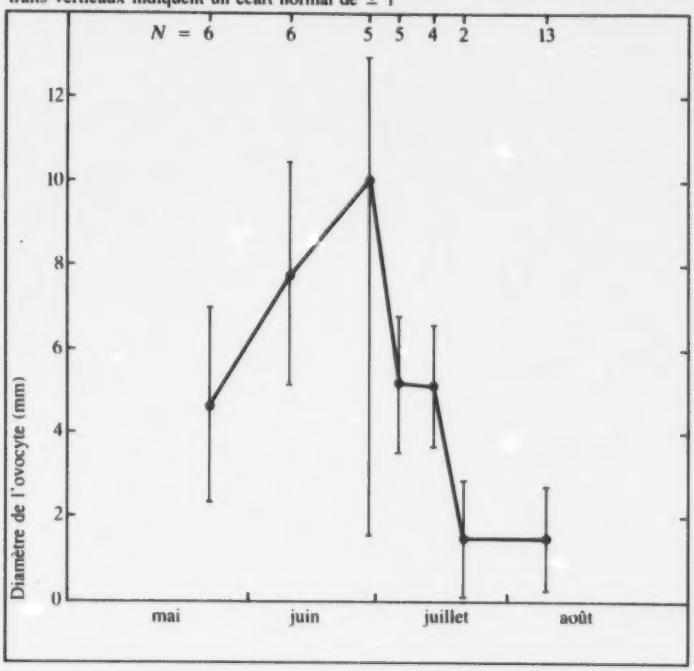


Figure 99
Pourcentage des Marmettes de Brünnich collectées à l'île Prince-Léopold dont les plaques incubatrices étaient partiellement formées, entièrement formées ou en régression, en fonction de la date (échantillons de 1975 à 1977 combinés)

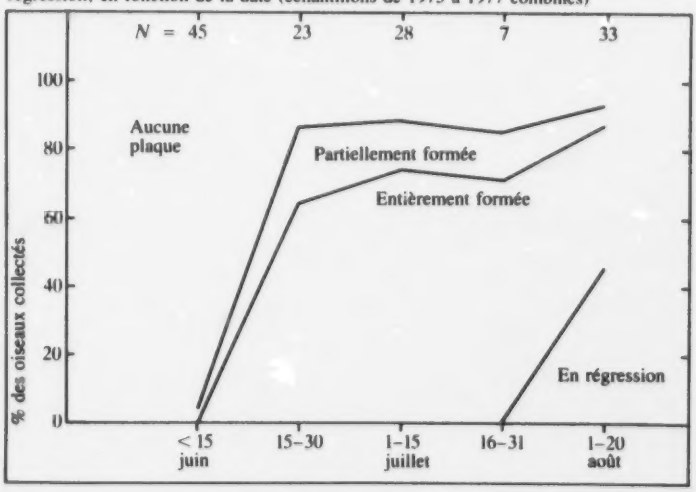
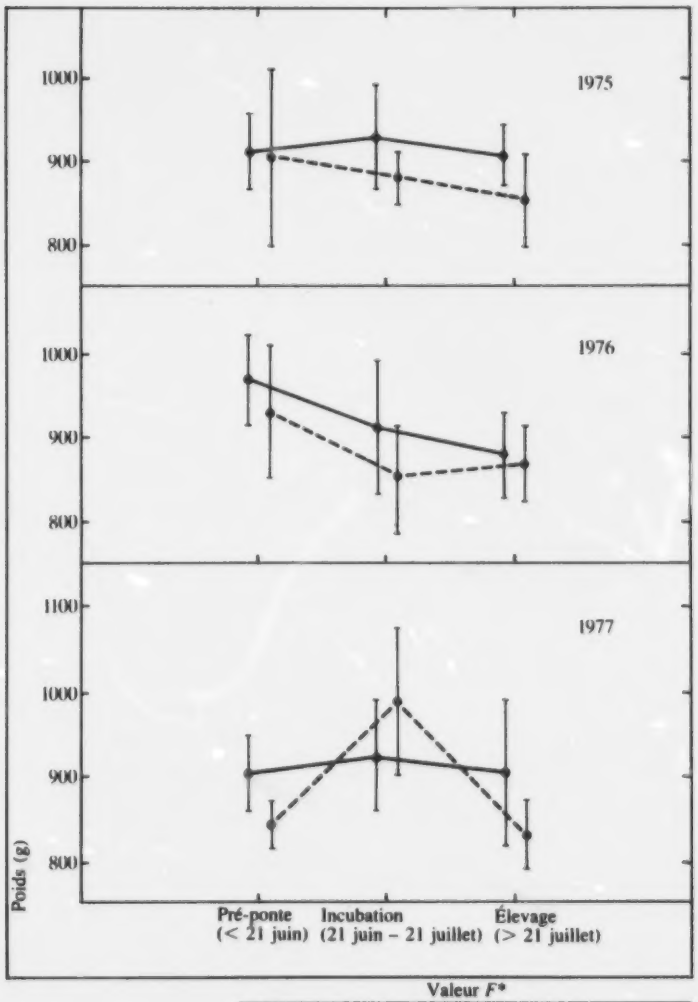


Figure 100
Poids moyen des Marmettes de Brünnich mâles et femelles collectées ou capturées à l'île Prince-Léopold, de 1975 à 1977, en fonction de trois périodes du cycle de reproduction. Les traits verticaux indiquent un écart normal de ± 1. L'analyse de variance intra- et interannuelle apparaît sous la figure



	Valeur F*		
	Pré-ponte	Incubation	Élevage
Variations interannuelles			
Mâles	6,96(2,32)†	0,14(2,31)	0,62(2,19)
Femelles	0,76(2,9)	6,57(2,15)†	0,85(2,21)
Variations intra-annuelles	1975	1976	1977
Mâles	2,90(2,22)	4,44(2,33)‡	0,74(2,24)
Femelles	1,09(2,16)	0,32(2,16)	9,31(2,11)†

* Les valeurs entre parenthèses sont des degrés de liberté (df).
† $P<0,01$.
‡ $P<0,05$.

Figure 101
Nombre de crustacés enregistrés en fonction du nombre de taxons trouvés dans l'estomac des Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold. Quatre estomacs contenant des fragments de crustacés ont été exclus

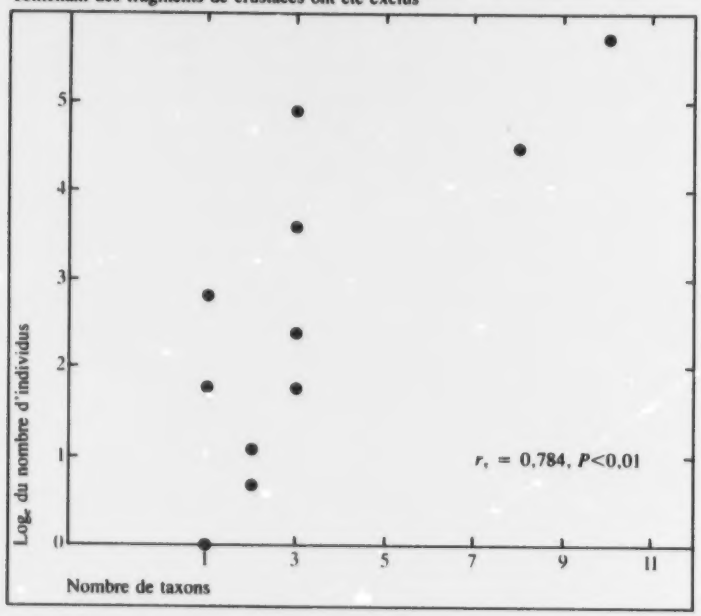


Figure 102
Distributions de la taille des *Boreogadus saida* évaluée d'après la longueur des otolithes prélevés dans l'estomac des Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold, en 1976 et en 1977. Les différences interannuelles ne sont pas significatives (test de Kolmogorov-Smirnov)

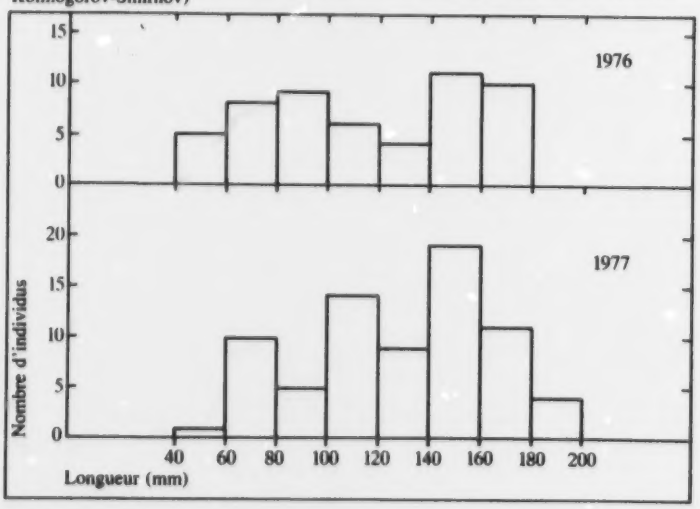


Figure 103
Longueurs moyennes des *Boreogadus saida* prélevés dans les Marmettes de Brünnich de l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977, selon la date de collecte des oiseaux. Les traits verticaux indiquent une erreur type de ± 1

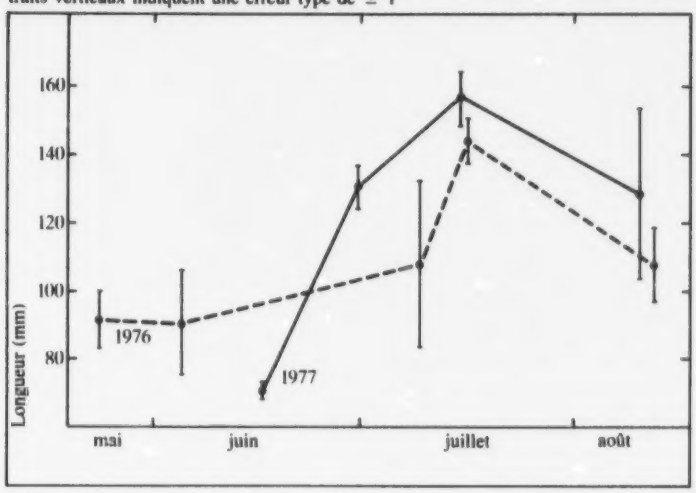


Figure 104
Comparaison des distributions de la taille des *Boreozadus saida* prélevés dans les Marmettes de Brünnich collectées à l'île Prince-Léopold avant le 5 juillet 1976 et de celles de la taille de 688 spécimens prélevés par Bradstreet (1976) dans des oiseaux capturés près de la lisière de glace fixée pendant la même période. Dans les deux cas, les longueurs calculées proviennent de mesures d'otolithes. Les distributions présentent des différences significatives à $P < 0{,}01$ (test de Kolmogorov-Smirnov).

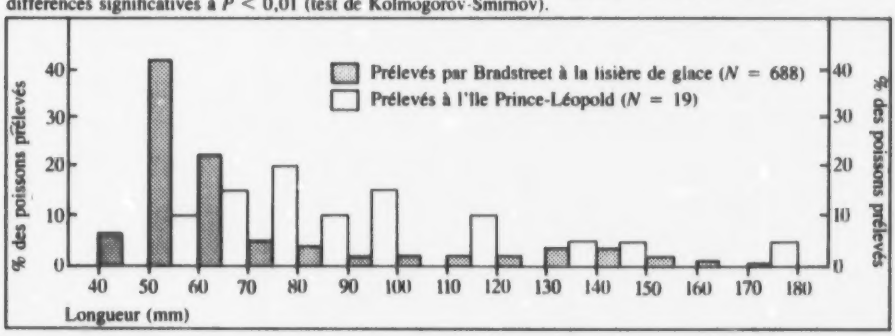


Figure 105
Distributions de la taille des *Parathemisto* spp. prélevés dans les Marmettes de Brünnich capturées *a)* à l'île Prince-Léopold entre le 30 juin et le 10 août 1977 et *b)* dans leurs aires d'alimentation du détroit de Lancaster en juillet et en août 1976 (données obtenues par Bradstreet, 1976). Les distributions présentent des différences significatives à $P < 0{,}01$ (test de Kolmogorov-Smirnov)

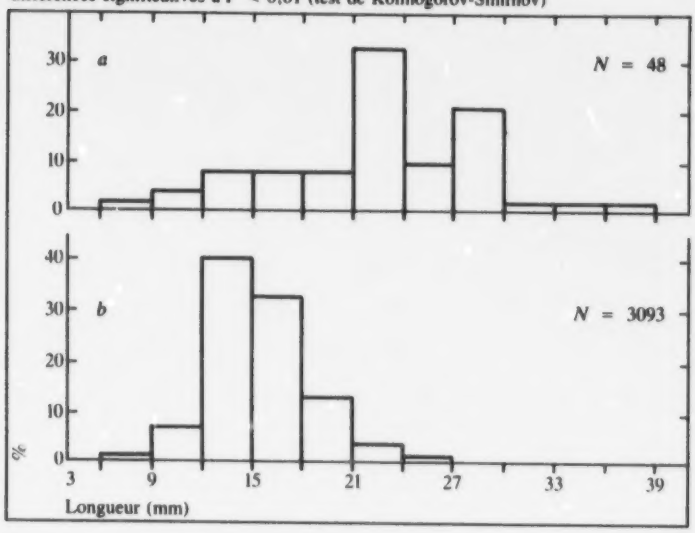


Figure 106
Distribution de la taille des proies capturées par les Marmettes de Brünnich adultes dans le détroit de Lancaster (Bradstreet, 1976). L'échelle des données est logarithmique sur les deux axes

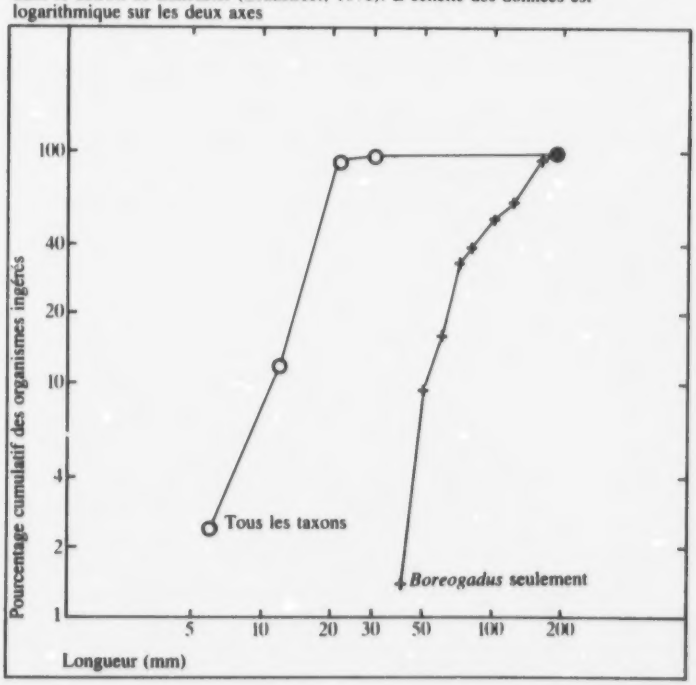


Figure 107
Comparaison de la distribution de la taille des *Boreogadus saida* dans l'estomac des adultes au cours de l'élevage et dans celui des oisillons munis d'un collier, en 1977. En comparant les variances, $F = 3,88$, $P < 0,01$

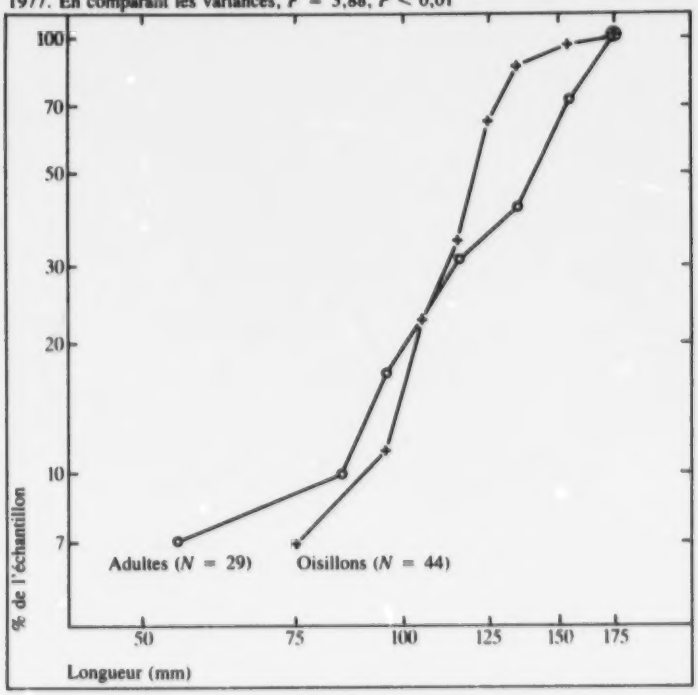


Figure 108
Nombre de Marmettes de Brünnich enregistré (entre 10h et 18h) à la lisière de glace de l'entrée sud du détroit de Wellington, en fonction de la population de la colonie de l'île Prince-Léopold, en 1976 (Bradstreet et Finley, 1977)

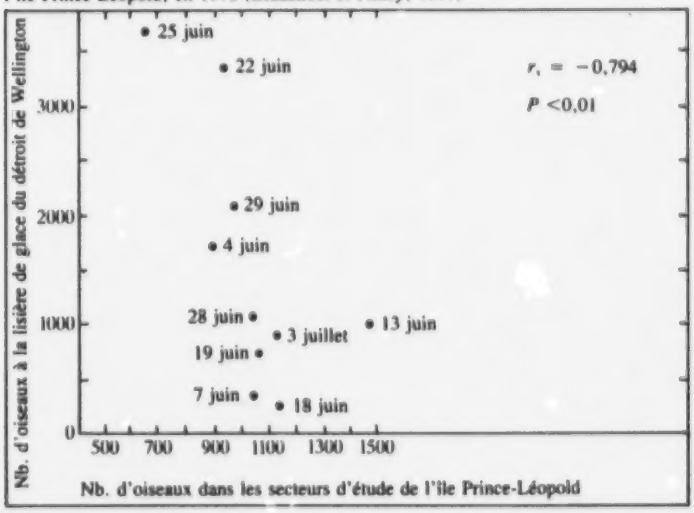


Figure 109
Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, lors du relevé du 2 août 1976

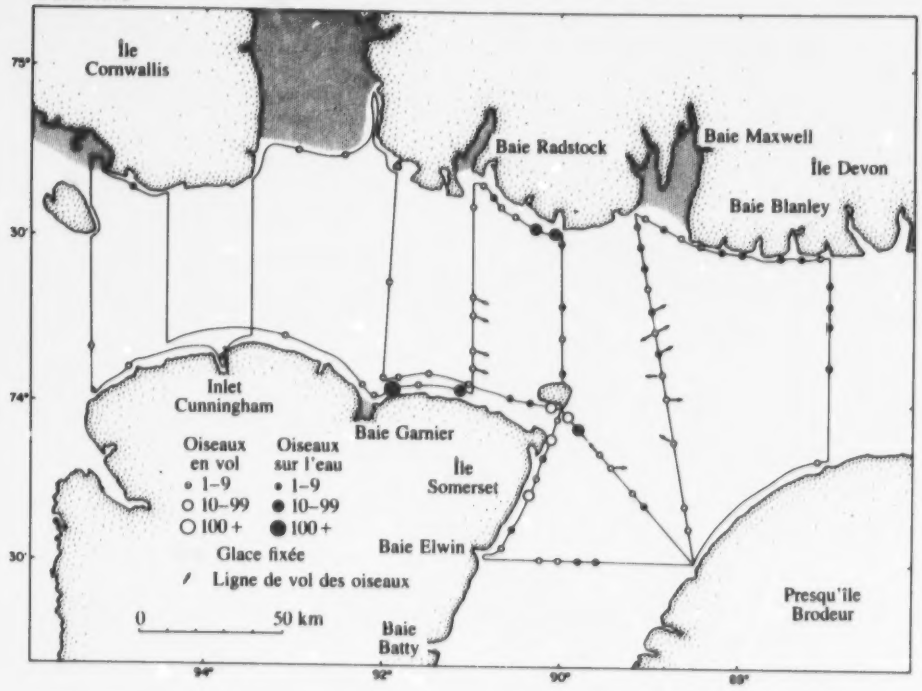


Figure 110
Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, lors du relevé du 6 août 1976

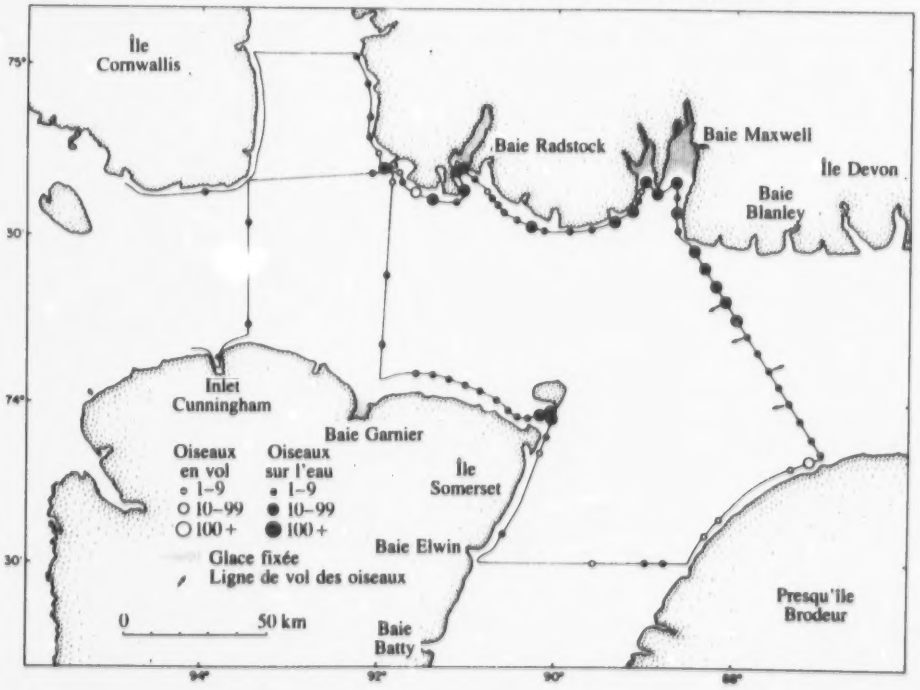


Figure 111
Distribution des Marmettes de Brünnich en fonction de la distance à partir de l'île Prince-Léopold, les 2 et 6 août 1976

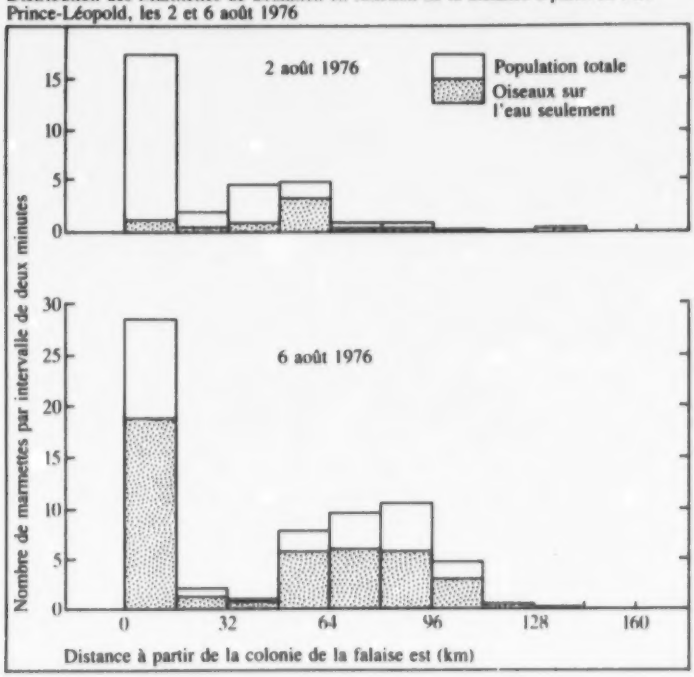


Figure 112
Distribution des Marmettes de Brünnich observée à partir du *CSS Hudson*, du 17 au 19 août 1976 (données fournies par R.G.B. Brown)

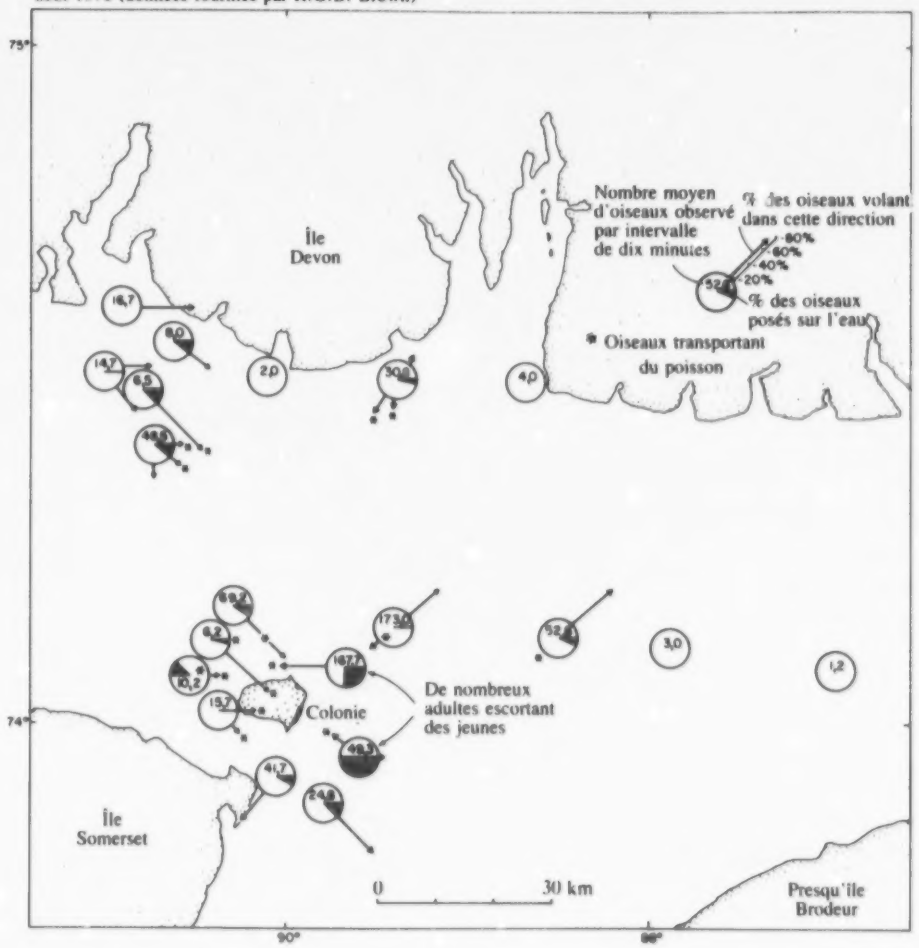


Figure 113
Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, le 25 juin 1977

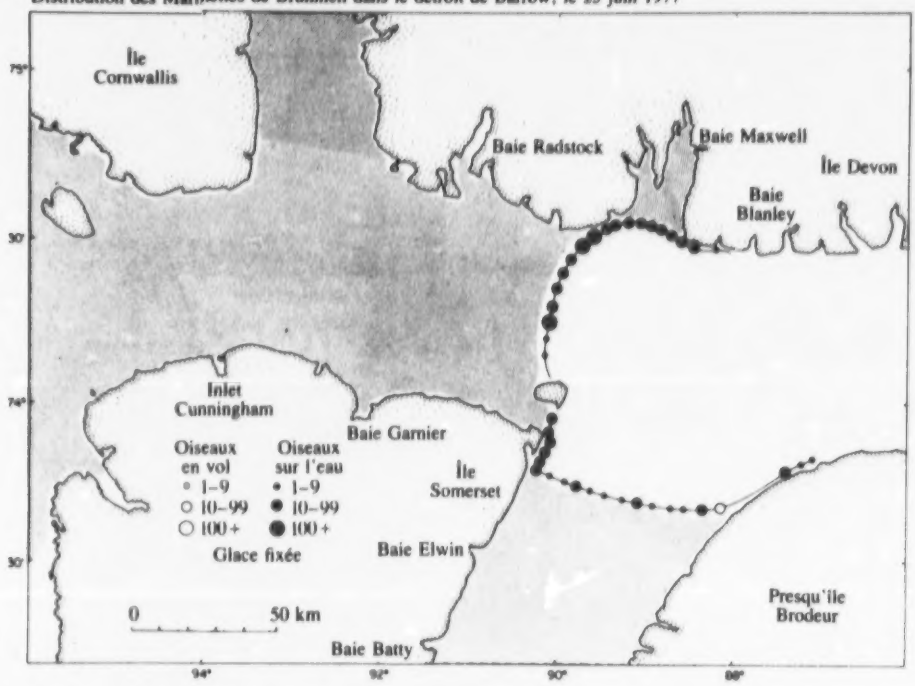


Figure 114
Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, le 18 juillet 1977

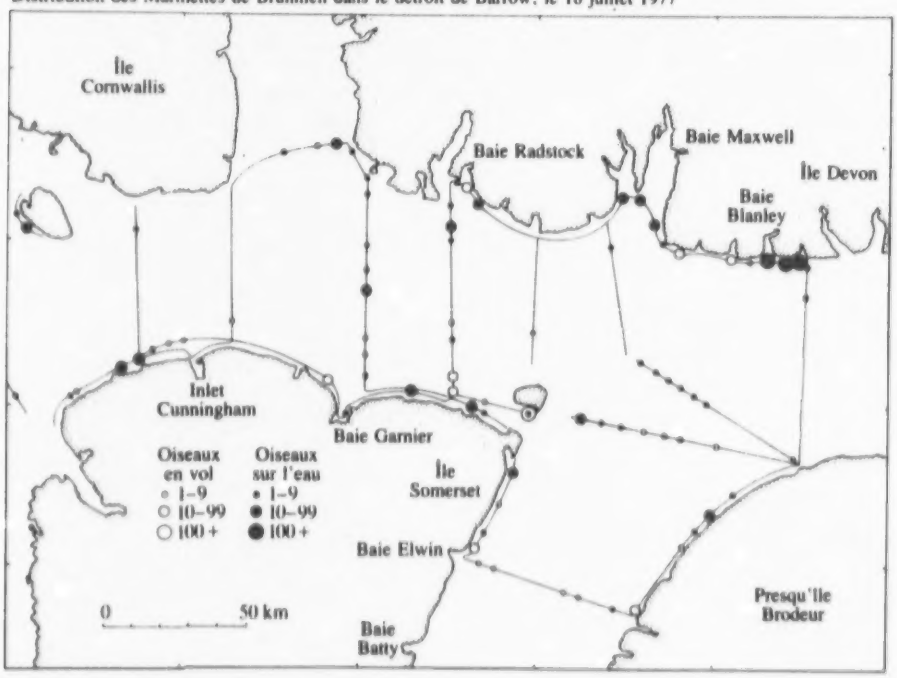


Figure 115
Distribution des Marmettes de Brünnich dans le détroit de Barrow, le 20 août 1977

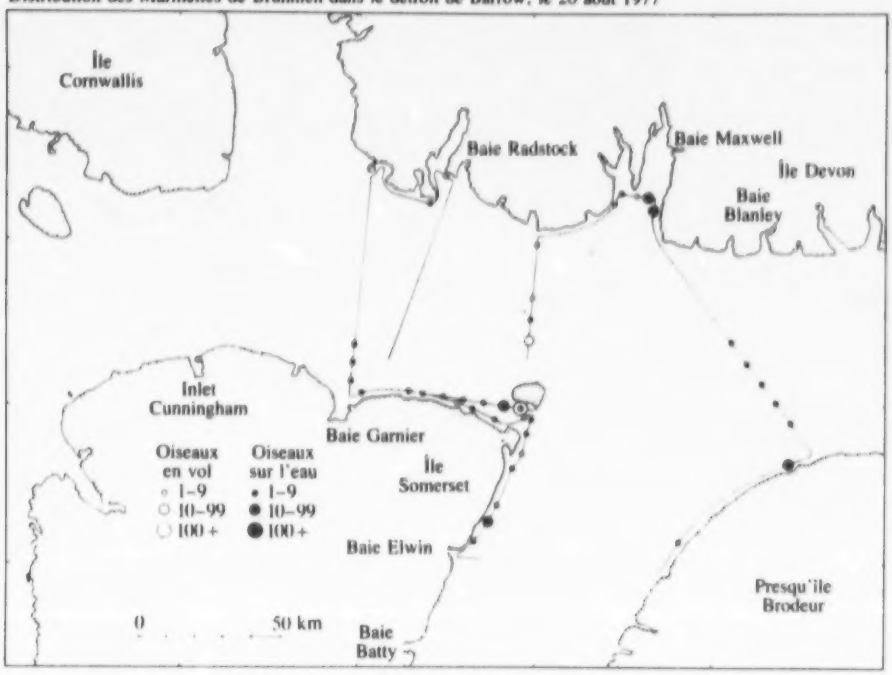


Figure 116
Ordre d'importance des diverses lisières de glace selon la densité des peuplements de Marmettes de Brünnich, 1974-1976. Des indices de densité (nombre moyen d'oiseaux/km²) sont fournis pour chacune des quatre périodes suivantes : du 1er au 30 juin 1974; du 1er au 20 juin 1975 (---□---); du 1er au 20 juillet 1975 (—0—); et du 1er juin au 10 juillet 1976. Ces indices figurent à côté de chaque numéro (d'après Bradstreet, 1979)

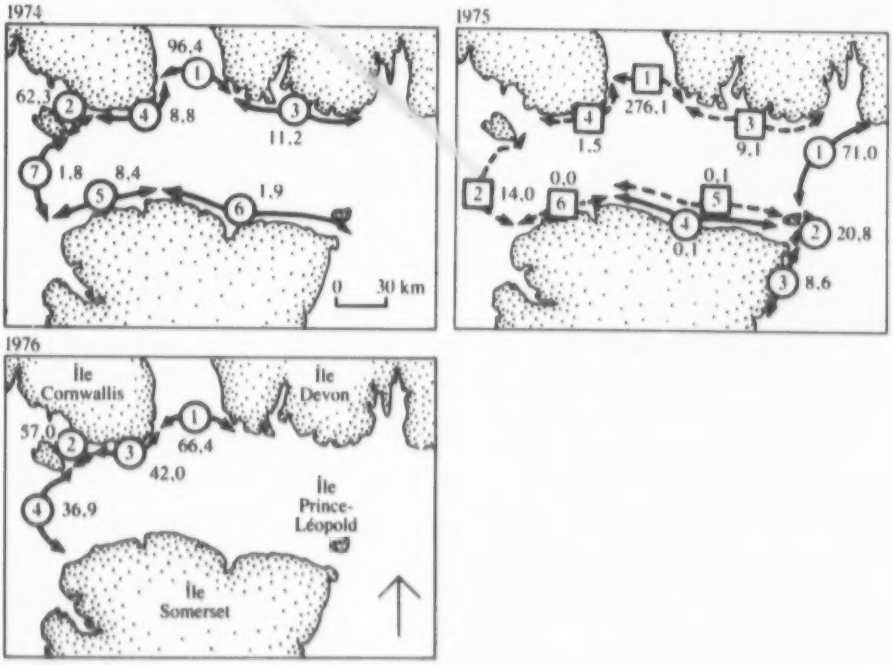


Figure 117
Position finale des vols de Marmettes de Brünnich quittant la colonie, observés jusqu'à ce qu'ils disparaissent de l'horizon le 5 juillet 1977 (o) ou pendant deux minutes après leur passage à la pointe de la flèche sud le 28 juillet 1977 (x), entre 20 h et 22 h

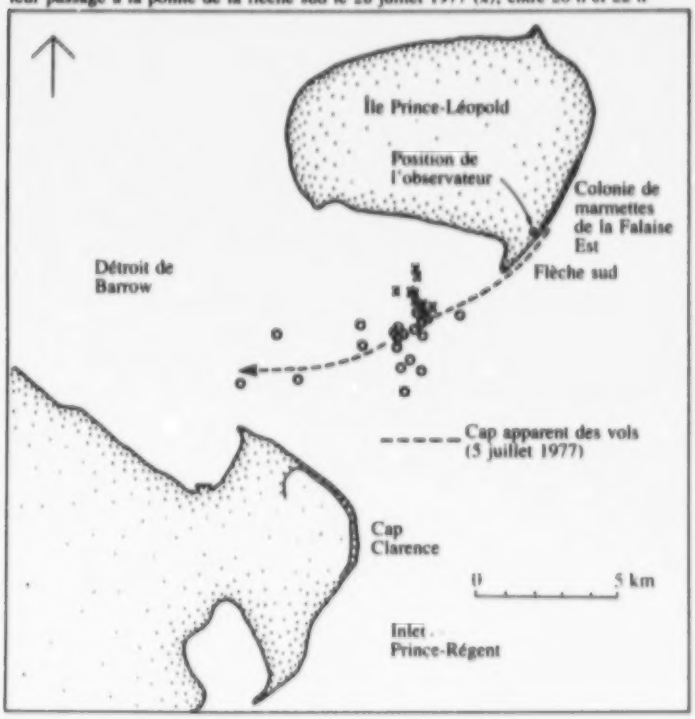


Figure 118
Cap moyen des vols de Marmettes de Brünnich observés pendant au moins deux minutes après qu'ils eurent quitté l'extrémité de la flèche sud de l'île, en fonction de la vitesse des vents à ce moment. Dans tous les cas, la direction des vents variait entre le nord-ouest et le nord-est

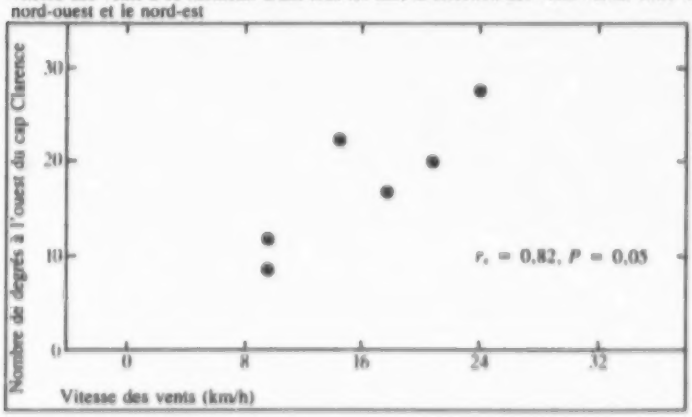


Figure 119
Trajectoires choisies par les Marmettes de Brünnich après avoir longé le côté est de la flèche sud

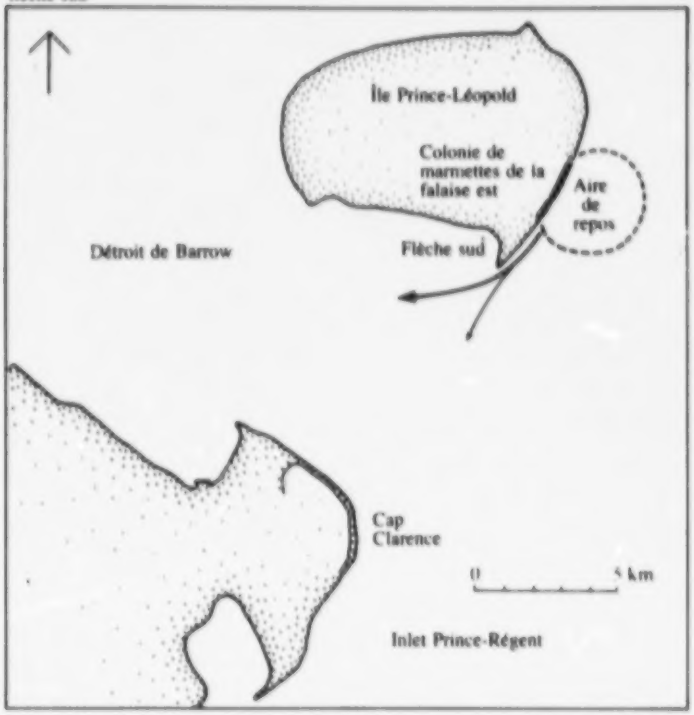


Figure 120
Le genre *Uria* en pourcentage du nombre total d'oiseaux de mer, selon différentes latitudes dans le nord-ouest de l'Atlantique (Brown *et al.*, 1975) et dans le nord-est du Pacifique (Sowls *et al.*, 1978)

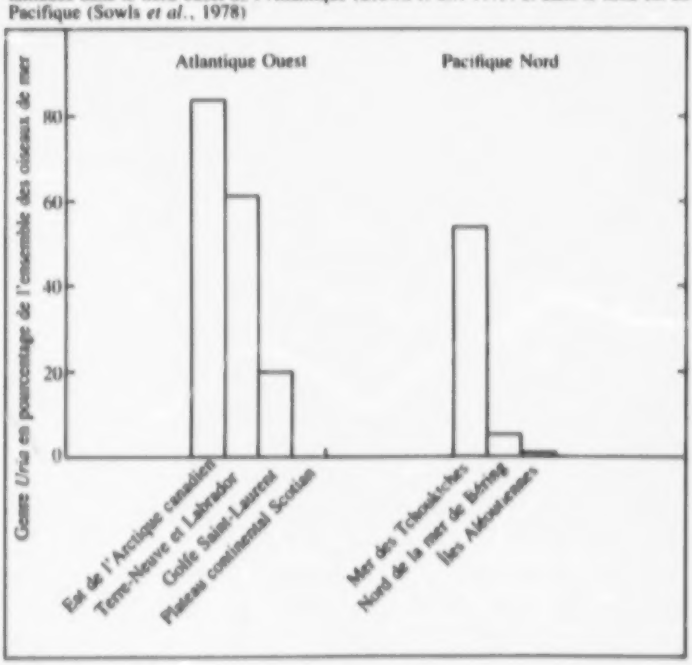


Figure 121
Position de la morue arctique *Boreogadus saida* dans l'écosystème du détroit de Lancaster

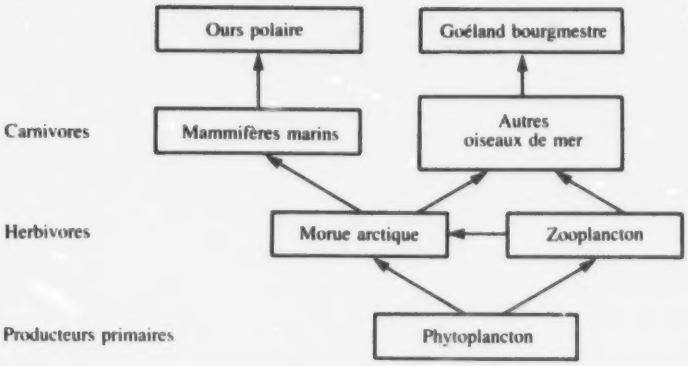


Figure 122
Répartition des colonies de marmettes dans l'ouest de l'Atlantique et dans l'est de l'Arctique canadien, par rapport à la présence d'un manteau glaciel pendant la fin de juillet et la première moitié d'août. ●, *Uria lomvia* seulement; ◑, *U. lomvia* et *U. aalge* mêlés; ○, *U. aalge* seulement

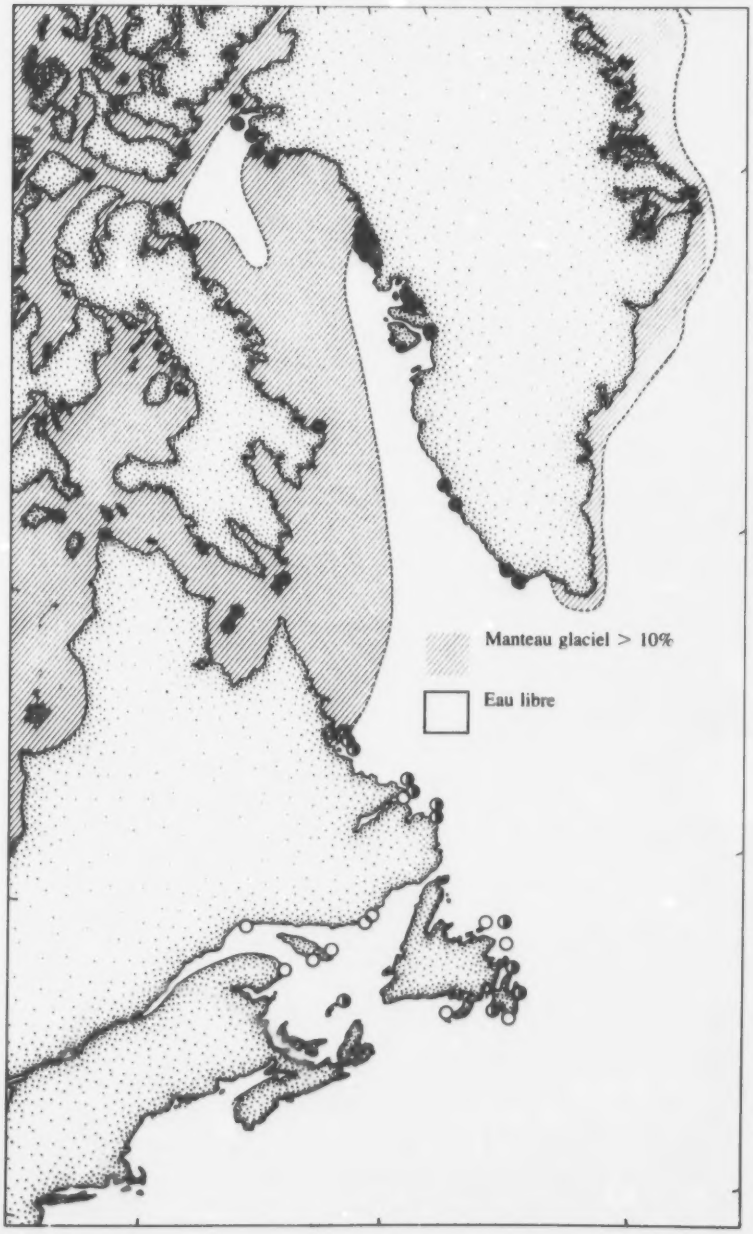


Figure 123
Relation hypothétique du rapport des densités des proies à une distance donnée de la colonie, par rapport aux densités adjacentes à la colonie (D_2/D_1) qui rendraient un voyage de ravitaillement à telle distance avantageux pour la Marmette de Brünnich (tiré de l'équation [2])

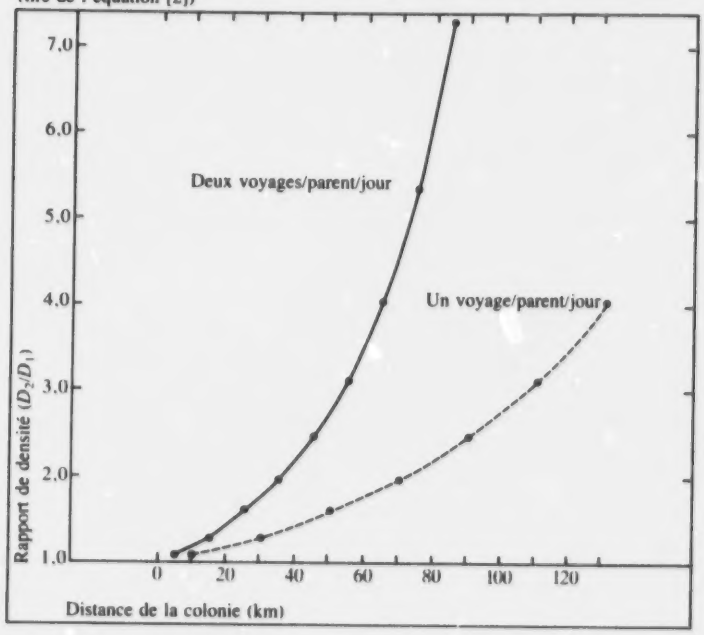


Figure 124
Relation hypothétique entre la taille d'une colonie et le pourcentage de temps disponible pour l'alimentation (t), en supposant une densité de proies uniforme (équation [6], $a = 0{,}1$ km^2)

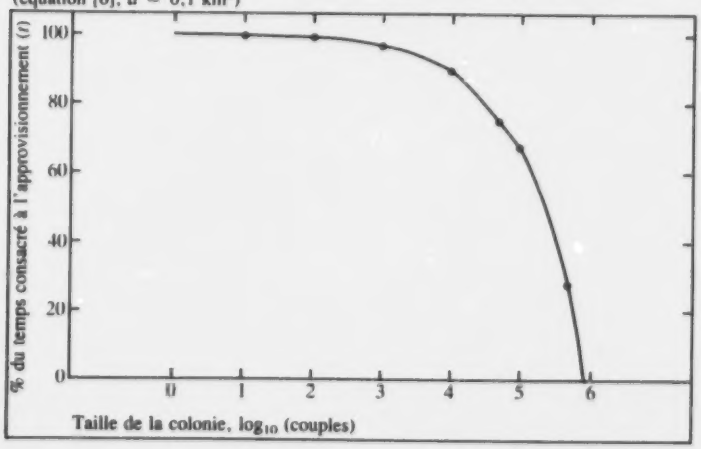


Figure 125
Relations entre la taille d'une colonie et la densité moyenne des proies dans les eaux environnantes (ligne continue), et entre la taille d'une colonie et le rayon maximal de l'aire d'alimentation (ligne pointillée) (équation [7], $a = 0{,}1$ km^2, $V = 4$, période d'élevage)

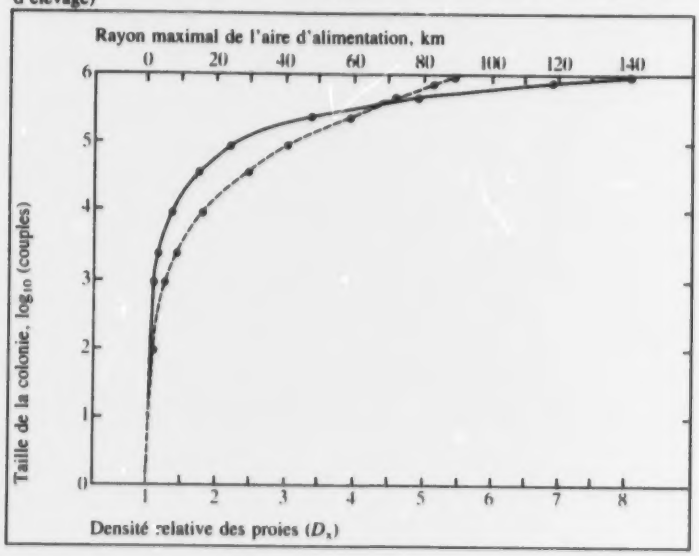


Figure 126
Interaction de l'épuisement de la nourriture et des effets de centre d'information par rapport à la taille de la colonie dans un environnement imprévisible

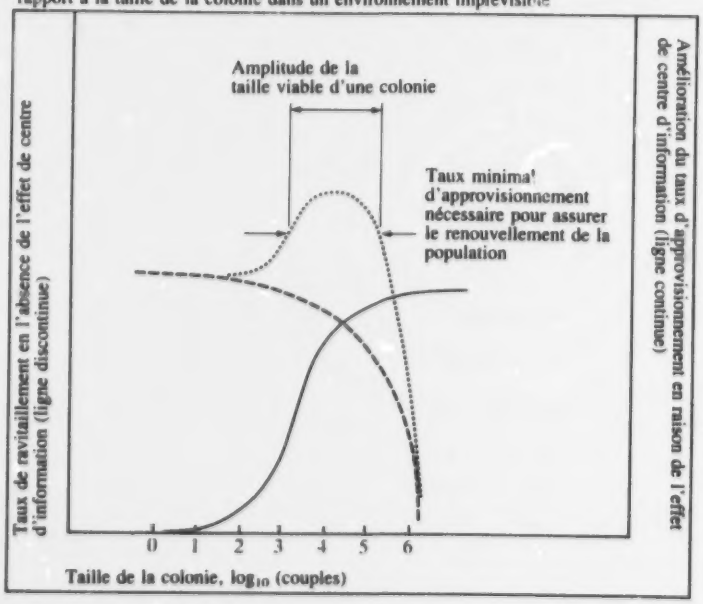
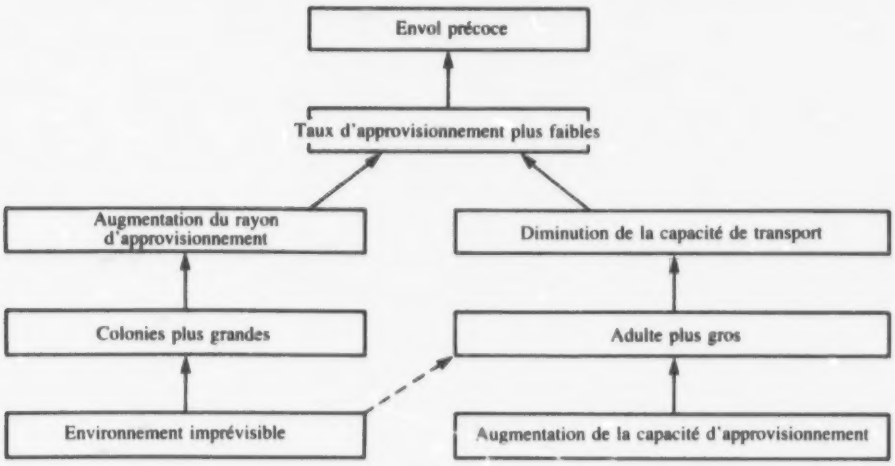


Figure 127
Relation des facteurs menant à un envol précoce chez le genre *Uria*



Bibliographie

Alliston, W.G., M.S.W. Bradstreet, M.A. McLaren, R.A. Davis, W.J. Richardson, 1976. Numbers and distribution of birds in the Central District of Franklin, N.W.T., June-August 1975. LGL Ltd., Environ. Res. Assoc. Rep. Polar Gas Proj., Toronto, Ontario, 583 p.

Andriyashev, A.P. 1954. Fishes of the northern seas of the USSR. Izdatel'stvo Aakademii Nauk SSR. Moskva-Leningrad. Isr. Program Sci. Transl. Jerusalem, Israël, 1964, 567 p.

Andriyashev, A.P. 1970. Cryopelagic fishes of the arctic and antarctic and their significance in polar ecosystems. *in* Holdgate, M.W., éditeur, Antarct. Ecol., Vol. 1. Academic Press, New York, N.Y., pp. 297-304.

Arbib, R.S. 1972. Pleistocene glaciation and species survival in eastern North America. *in* Voous, K.H., éditeur, Proc. XV Int. Ornithol. Congr., E.J. Brill, Leiden, Pays-Bas, pp. 626-627.

Ashcroft, R.E. 1976. Breeding biology and survival of Puffins. Thèse de doctorat, université d'Oxford, Oxford, Angleterre, 246 p.

Ashmole, N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. Ibis 103 : 458-473.

Aspden, W. 1928. Notes on the birds of Puffin Island. Br. Birds 22 : 50-56.

Bailey, E.P., G.H. Davenport. 1972. Die-off of Common Murres on the Alaska Peninsula and Unimak Island. Condor 74 : 215-219.

Bailey, W.B. 1957. Oceanographic features of the Canadian archipelago. Journal du Conseil de recherche sur les pêcheries du Canada, 14 (5) : 731-769.

Barrow, J. 1818. A chronological history of voyages into the arctic regions (1818). John Murray, Londres, Angleterre, 427 p.

Barry, T.W. 1961. Seabird colonies of Prince Leopold Island and vicinity. Can. Field-Nat. 75 (2) : 72-73.

Bédard, J. 1969. Adaptive radiation in Alcidae. Ibis 111 : 190-198.

Belopol'skii, L.O. 1956. Periods of the beginning of egg laying by sea birds and their determining factors. Zool. Zh. 35 : 1522-1534 (traduit du russe).

Belopol'skii, L.O. 1957. Ecology of the sea colony of birds of the Barents Sea. Isr. Program Sci. Transl. Jerusalem, Israël, 346 p. (traduit du russe, 1961).

Birkhead, T.R. 1976*a*. Breeding biology and survival of Guillemots (*Uria aalge*). Thèse de doctorat, université d'Oxford, Oxford, Angleterre, 205 p.

Birkhead, T.R. 1976*b*. Effects of sea conditions on rates at which Guillemots feed chicks. Br. Birds 69 : 490-492.

Birkhead, T.R. 1977*a*. The effect of habitat and density on breeding success in the Common Guillemot (*Uria aalge*). J. Anim. Ecol. 46 : 751-764.

Birkhead, T.R. 1977*b*. Adaptive significance of the nestling period of Guillemots *Uria aalge*. Ibis 119 : 544-549.

Birkhead, T.R. 1978*a*. Attendance patterns of Guillemots *Uria aalge* at breeding colonies on Skomer Island. Ibis 120 : 219-229.

Birkhead, T.R. 1978*b*. Behavioural adaptations to high density nesting in the Common Guillemot *Uria aalge*. Anim. Behav. 26 : 321-331.

Birkhead, T.R., P.J. Hudson. 1977. Population parameters for the Common Guillemot *Uria aalge*. Ornis. Scand. 8 : 145-154.

Birkhead, T.R., D.N. Nettleship. 1980. Méthodes de recensement des marmettes, espèce *Uria* : une approche unifiée. Service canadien de la faune, Publication hors-série n°43, 25 p.

Birkhead, T.R., D.N. Nettleship. 1981*a*. Reproductive biology of the Thick-billed Murre -- an inter-colony comparison. Auk 98 : 258-269.

Birkhead, T.R., D.N. Nettleship. 1981*b*. The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-billed Murres *Uria lomvia*. L. Ecology 62 (sous presse).

Birkhead, T.R., A.M. Taylor. 1977. Moult of the guillemot *Uria aalge*. Ibis 119 : 80-85.

Birkhead, T.R., J.D. Biggins, D.N. Nettleship. 1980. Non-random, intra-colony distribution of bridled guillemots *Uria aalge*. J. Zool. Lond. 192 : 9-16.

Bourne, W.R.P. 1976. The mass mortality of Common Murres in the Irish Sea in 1969. J. Wildl. Manage. 40 : 789-792.

Bradstreet, M.S.W. 1976. Summer feeding ecology of seabirds in eastern Lancaster Sound, 1976. LGL Ltd., Environ. Res. Assoc. Rep. Norlands Petroleums, Calgary, Alberta, 187 p.

Bradstreet, M.S.W. 1977. Feeding ecology of seabirds along fast-ice edges in Wellington Channel and Resolute Passage. LGL Ltd., Environ. Res. Assoc. Rep. Polar Gas Proj., Toronto, Ontario, 149 p.

Bradstreet, M.S.W. 1979. Thick-billed Murres and Black Guillemots in the Barrow Strait area, N.W.T., during spring : distribution and habitat use. Can. J. Zool. 57 : 1789-1802.

Bradstreet, M.S.W., K.J. Finley. 1977. Distribution of birds and marine mammals along fast-ice edges in Barrow Strait, N.W.T. LGL Ltd., Environ. Res. Assoc. Rep. Polar Gas Proj., Toronto, Ontario, 315 p.

Brooke, M. de L. 1978. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. J. Anim. Ecol. 47 : 477-495.

Brown, R.G.B. 1980. Seabirds as marine animals *in* Burger, J. , B.L. Olla, éditeurs, Vol. 4 : Marine Birds, Behav. of Mar. Anim. Ser. Plenum , New York, N.Y., pp. 1-39.

Brown, R.G.B., D.N. Nettleship, P. Germain, C.E. Tull, T. Davis. 1975. Atlas des oiseaux de mer de l'est du Canada. Service canadien de la faune, Ottawa, Ontario, 220 p.

Brun, E. 1969. The breeding distribution and population of Guillemots (*Uria aalge*) in Norway. Sterna 8 : 209-224.

Bryant, D.M. 1978a. Establishment of weight hierarchies in the broods of House Martins *Delichon urbica*. Ibis 120 : 16-26.

Bryant, D.M. 1978b. Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. Ibis 120 : 271-283.

Bryant, D.M. 1979. Reproductive costs in the House Martin (*Delichon urbica*). J. Anim. Ecol. 48 : 655-675.

Bulmer, M.G. 1974. On fitti g the Poisson lognormal distribution to species-abundance data. Biometrics 30 : 101-110.

Cody, M.L. 1973. Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities. Ecology 54 : 31-44.

Colinvaux, P.A. 1973. Introduction to Ecology. John Wiley, New York, N.Y., 621 p.

Collin, A.E. 1962. The oceanography of Lancaster Sound. Thèse de doctorat inédite, université McGill, Montréal, Québec, 204 p.

Conder, P.J. 1950. On the courtship and social displays of three species of auk. Br. Birds 43 : 65-69.

Corkhill, P. 1971. Factors affecting auk attendance in the pre-egg stage. Nat. in Wales 12 : 258-262.

Coulson, J.C. 1963. Egg size and shape in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. Proc. Zool. Soc. Lond. 140 : 211-227.

Coulson, J.C., E. White. 1958. The effect of age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 100 : 40-51.

Coulson, J.C. E. White. 1961. An analysis of the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. Proc. Zool. Soc. Lond. 136 : 207-217.

Cramp, S., W.R.P. Bourne, D. Saunders. 1974. The seabird of Britain and Ireland. Collins, Londres, Angleterre, 287 p.

Davis, J.W.F. 1975. Age, egg-size, and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. Ibis 117 : 460-473.

Davis, J.W.F., P. O'Donald. 1976. Estimation of assortative mating preferences in the Arctic Skua. Heredity 36 : 235-244.

Davis, R.A., M.S.W. Bradstreet, C. Holdsworth, M.A. McLaren, J.W. Richardson. 1974. Studies of the numbers and distribution of birds in the Central Canadian Arctic -- 1974 : a preliminary report. LGL Ltd. Environ. Res. Assoc. Rep. Polar Gas Proj., Toronto, Ontario, 238 p.

Dawson, D.G. 1972. The breeding ecology of House Sparrows. Thèse de doctorat, université d'Oxford, Oxford, Angleterre, 82 p.

Diamond, A.W. 1978. Feeding strategies and population size in tropical seabirds. Amer. Nat. 112 : 215-223.

Drane, R. 1898. Eggs of the Common Guillemot and Razorbill. Trans. Cardiff Nat. Soc. 31 : sans pagination.

Drent, R.H. 1965. Breeding biology of the Pigeon Guillemot, *Cepphus columba*. Ardea 53 : 99-160.

Dugdale, R.C. 1976. Nutrient cycles. *in* Cushing, D.H., J.J. Walsh, éditeurs, The ecology of the seas. Blackwells, Oxford, Angleterre, pp. 141-172.

Dunbar, M.J. 1951. Eastern arctic waters. Conseil de recherche sur les pêcheries du Canada, bulletin 88 : 1-131.

Dunbar, M.J. 1960. The evolution of stability in marine environments ; natural selection at the level of the ecosystem. Am. Natur. 44 : 129-136.

Dunbar, M.J. 1968. Ecological developments in polar regions : a study in evolution. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 119 p.

Dunbar, M.J. 1970. Ecosystem adaptation in marine polar environments. *in* Holdgate, M.W., éditeur, Antarctic Ecology, Vol. I. Academic Press, New York, N.Y., pp. 105-111.

Dunbar, M.J. (éditeur). 1977. Polar Oceans. Arct. Inst. of North Am., Calgary, Alberta, 682 p.

Dunn, E.H. 1975. Caloric intake of nestling Double-crested Cormorants. Auk 92 : 553-565.

Dunn, E.K. 1972. Studies on terns, with particular reference to feeding ecology. Thèse de doctorat, université de Durham, Durham, Angleterre, 183 p.

Dunn, E.K. 1973. Changes in the fishing ability of terns associated with wind speed and sea surface conditions. Nature 224 : 520-521.

Dunn, E.K. 1975. The role of environmental factors in the growth of tern chicks. J. Anim. Ecol. 44 : 743-754.

Dunnet, G.M., J.C. Ollason, A. Anderson. 1979. A 28-year study of breeding Fulmars *Fulmarus glacialis* in Orkney. Ibis 121 : 293-300.

Elton, C. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, Londres, Angleterre, 432 p.

Elton, C. 1966. The pattern of animal communities. Methuen, Londres, Angleterre, 432 p.

Evans, P.G.H., G. Waterston. 1976. The decline of the Thick-billed Murre in Greenland. Polar Rec. 18 : 283-293.

Evans, P.G.H., G. Waterston. 1978. The decline of the Brunnich's Guillemot in West Greenland. Ibis : 131-132.

Farner, D.S. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. Am. Sci. 52 : 137-156.

Farner, D.S. 1967. The control of avian reproductive cycles. Proc. XIV Int. Ornithol. Congr. 1966 : 107-133.

Fisher, A. 1821. A journal of a voyage of discovery to the arctic regions in His Majesty's ships *Hecla* and *Griper*, in the years 1819 and 1820. Longman, Hurst, Rees, Orme et Brown, Londres, Angleterre, 2e édition, 320 p.

Fisher, J. 1952. The Fulmar. Collins, Angleterre. Londres, Angleterre, 496 p.

Fisher, J. 1966. The Fulmar population of Britain and Ireland, 1959, Bird Study 13 : 5-76.

Fleming, J.H. 1905. The unusual migration of Brunnich's Murre (*Uria lomvia*) in eastern North America. Proc. VI Int. Ornithol. Congr., 1904 : 528-543.

Flint, R.F. 1957. Glacial and pleistocene geology. John Wiley, New York, N.Y., 553 p.

Gaston, A.J. 1980. Populations, déplacements et aires d'hivernage des Marmettes de Brünnich (*Uria lomvia*) dans l'est du Canada. Service canadien de la faune, Cahier de biologie n°110, 10 p.

Gibson, J.A. 1950. Methods of determining breeding-cliff populations of Guillemots and Razorbills. Br. Birds 43 : 329-331.

Godwin, H. 1956. The history of the British flora. Cambridge University Press, Cambridge, Angleterre, 384 p.

Greene, A., D.N. Nettleship. 1981. Attendance pattern of Northern Fulmars at Prince Leopold Island, N.W.T. Service canadien de la faune, Rapport n°116 inédit, 32 p.

Greenwood, J. 1964. The fledging of the Guillemot *Uria aalge*, with notes on the Razorbill *Alca torda*. Ibis 106 : 469-481.

Gress, F., R.W. Risebrough, F.C. Sicley. 1971. Shell thinning in eggs of the Common Murre *Uria aalge* from the Farallon Islands. Condor 73 : 268-269.

Gurney, J.H. 1913. The Gannet. A bird with a history. Witherby and Company, Londres, Angleterre, 567 p.

Halliday, T. 1980. The extinction of the Passenger Pigeon *Ectopistes migratorius* and its relevance to contemporary conservation. Biol. Conserv. 17 : 157-162.

Harris, M.P. 1965. Observations on a small Guillemot colony. Nat. in Wales 9 : 139-141.

Harris, M.P. 1966. Breeding biology of the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. Ibis 108 : 17-33.

Harris, M.P. 1973. The biology of the Waved Albatross *Diomedea irrorata* of Hood Island, Galapagos. Ibis 115 : 483-510.

Harris, M.P. 1978. Supplementary feeding of young Puffins *Fratercula arctica*. J. Anim. Ecol. 47 : 15-23.

Harris, M.P., J.R.G. Hislop. 1978. The food of young Puffins. J. Zool. Lond. 185 : 213-236.

Harris, M.P., C.S. Lloyd. 1977. Variations in counts of seabirds from photographs. Br. Birds 70 : 200-205.

Hay, K., R. McClung. 1974. Observations on Beluga and Narwhal in the Canadian High Arctic, summer 1974. M.S. Rep. 1385. Service des pêches et de la mer, Station biologique de l'Arctique, Ste Anne-de-Bellevue, Québec, 55 p.

Hedgren, S. 1979. Seasonal variation in fledging weights of Guillemots *Uria aalge*. Ibis 121 : 356-361.

Herman, Y. 1970. Arctic paleo-oceanography in late Cenozoic times. Science 169 : 474-477.

Hespenheide, H. 1971. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. Ibis 113 : 59-72.

Hildebrand, H. 1948. Marine fish of Arctic Canada. Thèse de maîtrise, université McGill, Montréal, Québec, 123 p.

Hudson, P.J. 1979. Survival rates and behaviour of auks. Thèse de doctorat, université d'Oxford, Oxford, Angleterre, 110 p.

Hussel, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. Ecol. Monogr. 42 : 317-364.

Jarvis, M.J.F. 1974. The ecological significance of chick size in the South African Gannet (*Sula capensis* (Lichtenstein)). J. Anim. Ecol. 43 : 1-17.

Johnson, R.A. 1941. Nesting behaviour of the Atlantic Murre. Auk 58 : 153-163.

Johnson, R.A. 1944. Weight records for some Atlantic Alcidae. Wilson Bull. 56 : 161-168.

Johnson, S.R., G.C. West. 1975. Growth and development of heat regulation in nestlings and metabolism of adult Common and Thick-billed Murres. Ornis. Scand. 6 : 109-115.

Johnson, S.R., W.E. Renaud, W.J. Richardson, R.A. Davis, C. Holdsworth, P.D. Hollingdale. 1976. Aerial surveys of birds in eastern Lancaster Sound, 1976. LGL Ltd., Environ. Res. Assoc. Rep. Norlands Petroleums, Calgary, Alberta, 365 p.

Joensen, A.H., N.O. Preuss. 1972. Report on the ornithological expedition to North West Greenland 1965. Medd. Grønl. 191 : 1-58.

Jones, P.J., P. Ward. 1976. The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch size in the Red-billed Quelea *Quelea quelea*. Ibis 118 : 547-574.

Kaftanovskii, Y.M. 1938. Colonial nesting of murres and factors in egg and chick loss. Zool. Zh. 17 : 695-705 (traduit du russe).

Kaftanovskii, Y.M. 1951. Alcids of the East Atlantic. Mater. Pozn. Fauny Flory SSSR, Nov. Ser. Zool. Sect. 28 (13) 170 p. (traduit du russe).

Kartaschew, N.N. 1960. Die Alkenvögel des Nordatlantiks. Die Neue Brehm-Bücherai, Wittenburg, Allemagne de l'Ouest, 154 p.

King, W.B., R.G.B. Brown, G.A. Sanger. 1979. Mortality to marine birds through commercial fishing. *in* Bartonek, J.C., D.N. Nettleship, éditeurs, Conservation of marine birds of northern North America, U.S. Fish Wildl. Serv. Res. Rep. No. 11, pp. 195-199.

Kolthoff, G. 1903. Bidrag till Kännedom om norra polartrakternas däggdjur och fåglar. Kungligo Svenska Vetenskaps - Akademiens Handlingar, 36 (9) : 1-104.

Krasovski, S.K. 1937. The biological basis for the economic exploitation of bird cliffs. Trans. Arct. Inst. 77 : 33-91.

Krebs, J.R. 1978. Colonial nesting in birds, with special reference to the Ciconiiformes. Wading Birds Res. Rep. 7 : 299-314.

Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behavior of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). Behav. Suppl. 11 : 129 pp.

Lack, D. 1961. Population ecology of birds : a review. Proc. X Int. Ornithol. Congr. 1960 : 409-448.

Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, Londres, Angleterre, 409 p.

Lemmetyinen, R. 1973. Feeding ecology of *Sterna paradisca* Pontopp. and *S. hirundo* L. in the archipelago of southwestern Finland. Ann. Zool. Fenn. 10 : 507-525.

Lindsay, D.G. 1975. Sea-ice atlas of arctic Canada 1961-1968. Énergie, Mines et Ressources Canada, Ottawa, Ontario, 213 p.

Linton, A., D.N. Nettleship. 1977. Biological investigation of Northern Fulmars (*Fulmarus glacialis*) at Prince Leopold Island, N.W.T., summer 1976. Études sur les oiseaux de mer du Nord, Service canadien de la faune, Rapport n°53, inédit, 152 p.

Lloyd, C.S. 1975. Timing and frequency of census counts on cliff-nesting auks. Br. Birds 68 : 507-513.

Lloyd, C.S. 1976. The breeding biology and survival of the Razorbill *Alca torda*. Thèse de doctorat, université d'Oxford, Oxford, Angleterre, 168 p.

Lloyd, C.S. 1979. Factors affecting breeding of Razorbills *Alca torda* on Skokholm. Ibis 121 : 165-176.

Lloyd, C.S., C.M. Perrins. 1977. Survival and age of first breeding in the Razorbill (*Alca torda*). Bird-Banding 48 : 239-252.

Lorenzen, C.J. 1976. Primary production in the sea. *in* Cushing, D.H., J.J. Walsh, éditeurs. The ecology of the seas. Blackwells, Oxford, Angleterre, pp. 173-185.

MacArthur, R.H. 1965. Patterns of species diversity. Biol. Rev. 40 : 510-533.

MacRoberts, M.H., B.R. MacRoberts. 1972. The relationship between laying date and incubation period in Herring and Lesser Black-backed Gulls. Ibis 114 : 93-97.

McAllister, D.E., J.G. Hunter. 1979. Liste des noms inuktitut, français, anglais et scientifiques des poissons marins du Canada arctique. Musée national des sciences naturelles, manuscrit inédit, Ottawa, Ontario, 34 p.

McLaren, I.A. 1958. The biology of the Ringed Seal (*Phoca hispida*) in the eastern Canadian arctic. Conseil de recherche sur les pêcheries du Canada, bulletin 118, 97 p.

Manuwal, D.A. 1972. The population ecology of Cassin's Auklet on Southeast Farallon Island, California. Thèse de doctorat, université de Californie, Los Angeles, Californie, 299 p.

Marko, J.R. 1977. A satellite based study of sea ice dynamics in the Central Canadian Archipelago. Institut des sciences de la mer, Pêches et Environnement Canada, Victoria, Colombie-Britannique, 106 p.

Marsault, B.M. 1975. Auks breeding in captivity. Bird Study 22 : 44-46.

Marshall, A.J. 1951. Food availability as a timing factor in the sexual cycles of birds. Emu 50 : 267-282.

Marshall, A.J. 1959. Internal and environmental control of breeding. Ibis 101 : 456-478.

Maurice, M.C.P. 1958. Flying speeds of seabirds. Sea Swallow 11 : 16-17.

May, R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton, N.-J., 235 p.

Mead, C.J. 1974. The results of ringing auks in Britain and Ireland. Bird Study 21 : 45-86.

Milne, A.R., B.D. Smiley. 1978. Offshore drilling in Lancaster Sound : possible environmental hazards. Institut des sciences de la mer, Pêches et Environnement Canada, Sidney, Nouvelle-Ecosse, 95 p.

Murphy, R.C. 1936. The oceanic birds of South America, Vols. I and II. Am. Mus. Nat. Hist., New York, N.Y., 1245 pp.

Murton, R.K., N.J. Westwood. 1977. Avian breeding cycles. Oxford University Press, Oxford, Angleterre, 594 p.

Nelson, J.B. 1966. The breeding biology of the Gannet *Sula bassana* on the Bass Rock, Scotland. Ibis 108 : 584-626.

Nelson, J.B. 1978. The Gannet. Buteo Books : Vermillion, S. D., 336 p.

Nettleship, D.N. 1972. Breeding success of the Common Puffin (*Fratercula arctica*) on different habitats at Great Island, Newfoundland. Ecol. Monogr. 42 : 239-268.

Nettleship, D.N. 1974. Seabird colonies and distributions around Devon Island and vicinity. Arctic 27 : 95-103.

Nettleship, D.N. 1976. Census techniques for seabirds of arctic and eastern Canada. Service canadien de la faune, Publication hors-série n°25, 33 p.

Nettleship, D.N. 1977a. Seabird resources of eastern Canada : status, problems and prospects. *in* Mosquin, T., C. Suchal, éditeurs, Proc. of symp. Canada's endangered species and habitats. Can. Nat. Fed. Publ. 6, Ottawa, Ontario, pp. 96-108.

Nettleship, D.N. 1977b. Etudes sur les oiseaux de mer de l'Île du Prince-Léopold et de ses parages, aux Territoires du Nord-Ouest. Rapport provisoire des recherches de biologie menées en 1975. Service canadien de la faune, Cahier de biologie n°73, 11 p.

Nettleship, D.N., A.J. Gaston. 1978. Patterns of pelagic distribution of seabirds in western Lancaster Sound and Barrow Strait Northwest Territories, in August and September 1976. Service canadien de la faune, Publication hors-série n°39, 40 p.

Nettleship, D.N., P.A. Smith. 1975. Ecological sites in northern Canada. Can. Comm. Int. Biol. Program, Ottawa, Ontario, 330 p.

Nettleship D.N., S. Tingley, E. Greene. 1980a. Avifauna of Prince Leopold Island, Northwest Territories, 1975-1978. Etudes sur les oiseaux de mer du Nord, Service canadien de la faune, Rapport n°89, inédit, 30 p.

Nettleship, D.N., T.R. Birkhead, A.J. Gaston. 1980b. Reproductive failure among arctic seabirds associated with unusual ice conditions in Lancaster Sound, 1978. Etudes sur les oiseaux de mer du Nord, Service canadien de la faune, Rapport n°77, inédit, 31 p.

Nie, N.H., C.H. Hull, J.G. Jenkins, K. Steinbrenner, D.H. Bent. 1975. Statistical package for the social sciences, 2nd ed. McGraw-Hill Book Co., New York, N.Y., 675 p.

O'Connor, R.J. 1978. Structure in avian growth patterns : a multivariate study of passerine development. J. Zool. Lond. 185 : 147-172.

Odum, E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphie, Penn., 574 p.

Parry, W.E. 1821. Journal of a voyage for the discovery of a north-west passage from the Atlantic to the Pacific ; performed in the years 1819-20, in His Majesty's ships *Hecla* and *Griper*. John Murray, Londres, Angleterre, 310 p. + annexes.

Parry, W.E. 1826. Journal of a third voyage for the discovery of a northwest passage from the Atlantic to the Pacific ; performed in the years 1824-25, in His Majesty's ships *Hecla* and *Fury*. H.C. Carey et I. Lea, Philadelphie, Penn., 232 p.

Parslow, J.L.F. 1973. Breeding birds of Britain and Ireland. T. & A.D. Poyser, Berkhamsted, Angleterre, 272 p.

Parsons, J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). Nature 228 : 1221-1222.

Parsons, J. 1975. Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull : an experimental approach to pre-fledging success. J. Anim. Ecol. 44 : 553-573.

Pearson, T.H. 1968. The feeding biology of seabird species breeding on the Farne Islands. J. Anim. Ecol. 37 : 521-552.

Pennycuik, C.J. 1956. Observations on a colony of Brunnich's Guillemot (*Uria lomvia*) in Spitzbergen. Ibis 98 : 80-99.

Pennycuik, C.J. 1969. The mechanics of bird migration. Ibis 111 : 525-556.

Perrins, C.M. 1965. Population fluctuations and chick size in the Great Tit *Parus major* L. J. Anim. Ecol. 34 : 601-647.

Perrins, C.M. 1970. The timing of birds breeding seasons. Ibis 112 : 242-255.

Perrins, C.M., M.P. Harris, C.K. Britton. 1973. Survival of Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. Ibis 115 : 535-548.

Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. Am. Nat. 100 : 33-46.

Portaz, R. 1928. Speed of the Guillemot. Field 152 : 819.

Powell, G.V.N. 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by Starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. Anim. Behav. 22 : 501-505.

Presst, I., D.A. Ratcliffe. 1972. Effects of organochlorine insecticides on European birdlife. Proc. XV Int. Ornithol. Congr., 1970, pp. 486-573.

Ratcliffe, D.A. 1970. Changes attributable to pesticides in egg-breakage frequency and eggshell thickness in some British birds. J. Appl. Ecol. 7 : 67-115.

Ricklefs, R.E. 1968. On the limitation of brood size in passerine birds by the ability of adults to nourish their young. Proc. Natl. Acad. Sci. 61 : 847-851.

Rol'nik, P.F. 1948. Development of thermoregulation in some northern birds. Zool. Zh. 27 : 535-546 (traduit du russe).

Romanoff, A.L., A.J. Romanoff. 1949. The avian egg. John Wiley, New York, N.Y., 918 p.

Rowan, M.K. 1965. Regulation of sea-bird numbers. Ibis 107 : 54-59.

Salomonsen, F. 1972. Zoogeographical and ecological problems in arctic birds. Proc. XV Int. Ornithol. Congr. 1970 : 25-77.

Salomonsen, F. 1979. Marine birds in the Danish Monarchy and their conservation. *in* Bartonek, J.C., D.N. Nettleship, éditeurs, Conservation of marine birds of northern North America. U.S. Fish Wildl. Serv. Res. Rep. No. 11, pp. 267-287.

Sanford, R.C., S.W. Harris. 1967. Feeding behaviour and food consumption rates of a captive California Murre. Condor 69 : 298-302.

Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. Am. Nat. 108 : 783-790.

Schifferli, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. Ibis 115 : 549-558.

Schoener, T. 1971. On the theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2 : 369-404.

Schommer, M., B. Tschanz. 1975. Calls of young Guillemots as individual characteristics. Die Vogelwarte 28 : 17-44 (en allemand, avec résumé en anglais).

Scott, J.M. 1973. Resource allocation in four syntopic species of marine diving birds. Thèse de doctorat, université de l'Oregon, Corvallis, Ore., 97 p.

Sealy, S.G. 1972. Adaptive differences in breeding biology in the marine bird family Alcidae. Thèse de doctorat, université du Michigan, Ann Arbor, Mich., 283 p.

Sealy, S.G. 1973*a*. Adaptive significance of post-hatching developmental patterns and growth rates in the Alcidae. Ornis. Scand. 4 : 113-121.

Sealy, S.G. 1973*b*. Interspecific feeding assemblages of marine birds off British Columbia. Auk 90 : 796-802.

Seebohm, H. 1885. A history of British birds with coloured illustrations of their eggs, Vol. 3, Porter, Londres, Angleterre, 684 p.

Sekerak, A.D., R.A. Buchanan, W.B. Griffiths, M.D. Foy. 1976. Biological oceanographic studies in Lancaster Sound, 1976. LGL Ltd., Environ. Res. Assoc. Rep. Norlands Petroleum, Toronto, Ontario, 169 p.

Sergeant, D.E. 1951. Ecological relationship of the guillemots *Uria aalge* and *Uria lomvia*. Proc. X Int. Ornithol. Congr. 1950 : 578-587.

Sergeant, D.E. 1973. Feeding growth and productivity of NW Atlantic Harp Seal (*Pagophilus groenlandicus*). Journal du Conseil de recherche sur les pêcheries du Canada, 30 : 17-29.

Siegel, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Co., Inc. New York, N.Y., 312 p.

Sokal, R.R., F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco, Calif., 776 p.

Southern, H.N. 1951. Changes in the status of the Bridled Guillemot after ten years. Proc. Zool. Soc. Lond. 121 : 657-671.

Southern, H.N. 1966. Distribution of Bridled Guillemots in Scotland over eight years. J. Anim. Ecol. 35 : 1-11.

Southern, H.N., E.C.R. Reeve. 1941. Quantitative studies in the geographical variation of birds -- the Common Guillemot (*Uria aalge* Pont.). Proc. Zool. Soc. Land. 111: 255-276.

Southern, H.N., R. Carrick, G. Potter. 1965. The natural history of a population of Guillemots. J. Anim. Ecol. 34 : 649-665.

Sowls, A.L., S.A. Hatch, C.J. Lensink. 1978. Catalog of Alaskan seabird colonies. U.S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. FWS/OBS-78/78, 252 p.

Spaans, A.L. 1971. On the feeding ecology of the Herring Gull *Larus argentatus* Pont. in the northern part of the Netherlands. Ardea 59 : 73-188.

Spring, L. 1971. A comparison of functional and morphological adaptations in the Common Murre (*Uria aalge*) and Thick-billed Murre (*Uria lomvia*). Condor 73 : 1-27.

Storer, R.W. 1952. A comparison of variation, behaviour and evolution in the seabird genera *Uria* and *Cepphus*. Univ. Calif. Publ. Zool. 52 : 121-222.

Swartz, L.G. 1966. Sea-cliff birds. *in* Wilimovsky, N.J., J.N. Wolfe, éditeurs, Environment of the Cape Thompson region, Alaska, U.S. At. Energy Comm., Oak Ridge, Tenn., pp. 611-678.

Swennen, C. 1977. Laboratory research on seabirds. Report on a practical investigation into the possibility of keeping seabirds for research purposes. Neth. Inst. for Sea Res., Texel, Pays-Bas, 43 p.

Swennen, C., P. Duiven. 1977. Size of food objects of three fish-eating seabird species : *Uria aalge, Alca torda* and *Fratercula arctica* (Aves, Alcidae). Neth. J. Sea Res. 11 : 92-98.

Taylor, A. 1955. Geographical discovery and exploration in the Queen Elizabeth Islands. Ministère des Mines et des Relevés techniques, division de la géographie, Mémoire n°3, Ottawa, Ontario, 172 p.

Taylor, I.R. 1975. The feeding behaviour and ecology of terms on the Ythan estuary, Aberdeenshire. Thèse de doctorat, université d'Aberdeen, Aberdeen, Ecosse, 162 p.

Taylor, R.B. 1977. The summer climate of Cunningham Inlet, Somerset Island, District of Franklin, Geol. Surv. Can. Rep. of Act., Part C, Pap. 77-1C : 39-48.

Thomson, A.L. 1950. Factors determining breeding seasons of birds : an introductory review. Ibis 92 : 173-184.

Tramer, E.J. 1969. Bird species diversity : components of Shannon's formula. Ecology 50 : 927-929.

Tranter, D.J. 1976. Herbivore production. *in* Cushing, D.H., J.J. Walsh, éditeurs, The ecology of the seas. Blackwells, Oxford, Angleterre, pp. 186-224.

Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. Am. Zool. 14 : 249-264.

Tschanz, B. 1959. Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont.) Behaviour 14 : 1-100.

Tuck, L.M. 1961. Les marmettes : leur répartition, leurs populations et leurs particularités biologiques -- Etude du genre *Uria*. Imprimeur de la Reine, Ottawa, Ontario. 284 p.

Tuck, L.M., H.J. Squires. 1955. Food and feeding habits of Brunnich's Murre (*Uria lomvia lomvia*) on Akpatok Island. Journal du Conseil de recherche sur les pêcheries du Canada, 12 : 781-792.

Tucker, V.A. 1968. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying Budgerigar. J. Exp. Biol. 48 : 67-88.

U.S. Hydrographic Service. 1958. Atlas of polar seas. U.S. Navy Hydrographic Office, Washington, D.C., 149 p.

Uspenski, V.S. 1941. Birds of the "Seven Islands" sanctuary. Trans. Seven Islands Sanctuary 1 : 5-46.

Uspenski, V.S. 1956. The bird bazaars of Novaya Zemlya. U.S.S.R. Acad. Sci., Moscow (4^{e} vol. des rapports sur le gibier traduits du russe par le SCF), 159 p.

Vaughan, H.R.H. 1937. Flight speed of Guillemots, Razorbills and Puffins. Br. Birds 31 : 123.

Ward, P., A. Zahavi. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information centres" for food finding. Ibis 115 : 517-534.

Webber, M.I. 1974. Food web linkage complexity and stability in a model ecosystem. *in* Usher, M.B., M.H. Williamson, éditeurs, Ecological stability. Chapman and Hall, Londres, Angleterre, pp. 165-176.

Wiemeyer, S.N., R.D. Porter. 1970. DDE thin eggshells of captive American Kestrels. Nature 227 : 737-738.

Wiens, J.A., J.M. Scott. 1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations. Condor 77 : 439-452.

Williams, A.J. 1974. Site preferences and interspecific competition among Guillemots *Uria aalge* and *Uria lomvia* on Bear Island, Norway, Ornis. Scand. 5 : 113-122.

Williams, A.J. 1975. Guillemot fledging and predation on Bear Island. Ornis Scand. 6 : 117-124.

Williamson, M.H. 1957. Polymorphism in Ross's Goose (*Anser rossii*) and the detection of genetic dominance from field data. Ibis 99 : 516-518.

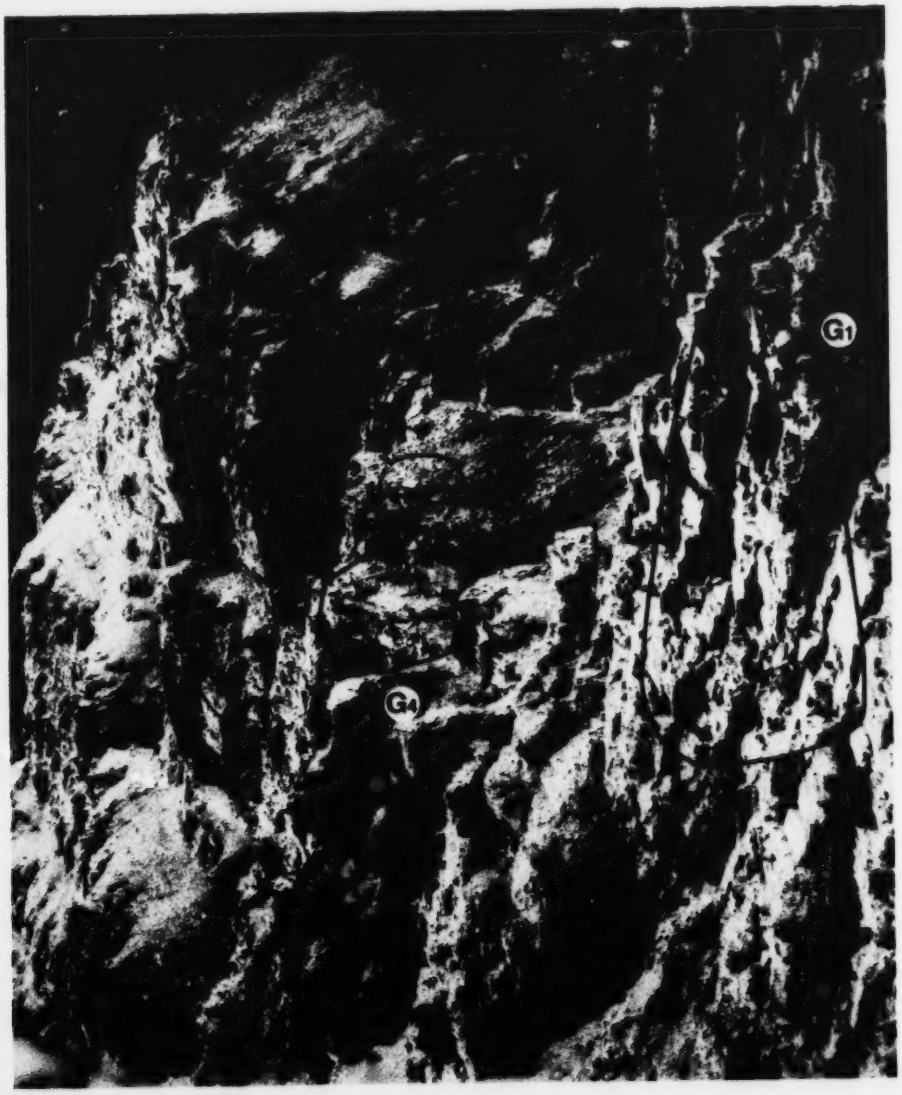
Zahavi, A. 1975. Mate selection -- a selection for a handicap. J. Theoret. Biol. 53 : 205-214.

Annexes

Annexe 1

Photographies des secteurs d'étude, montrant les limites de ceux-ci et l'emplacement des couples reproducteurs de Marmettes de Brünnich, dans les principaux secteurs d'étude observés de 1975 à 1977 : G1, G4, N, Q1, Q4, S1 et U.

Vue d'ensemble des secteurs d'étude G1 et G4

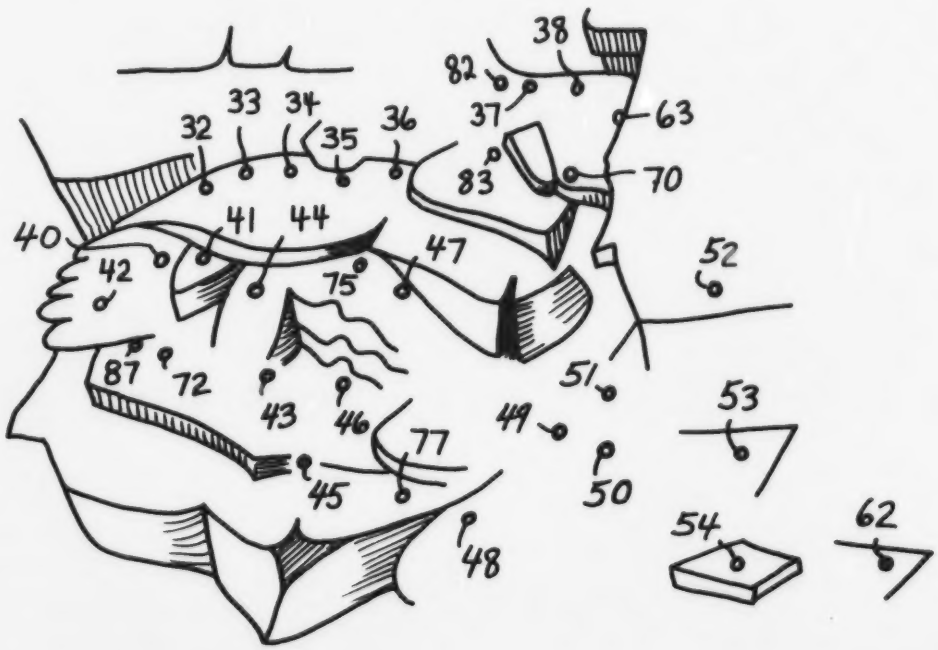


Vue rapprochée du secteur d'étude G1 montrant l'emplacement des sites de reproduction

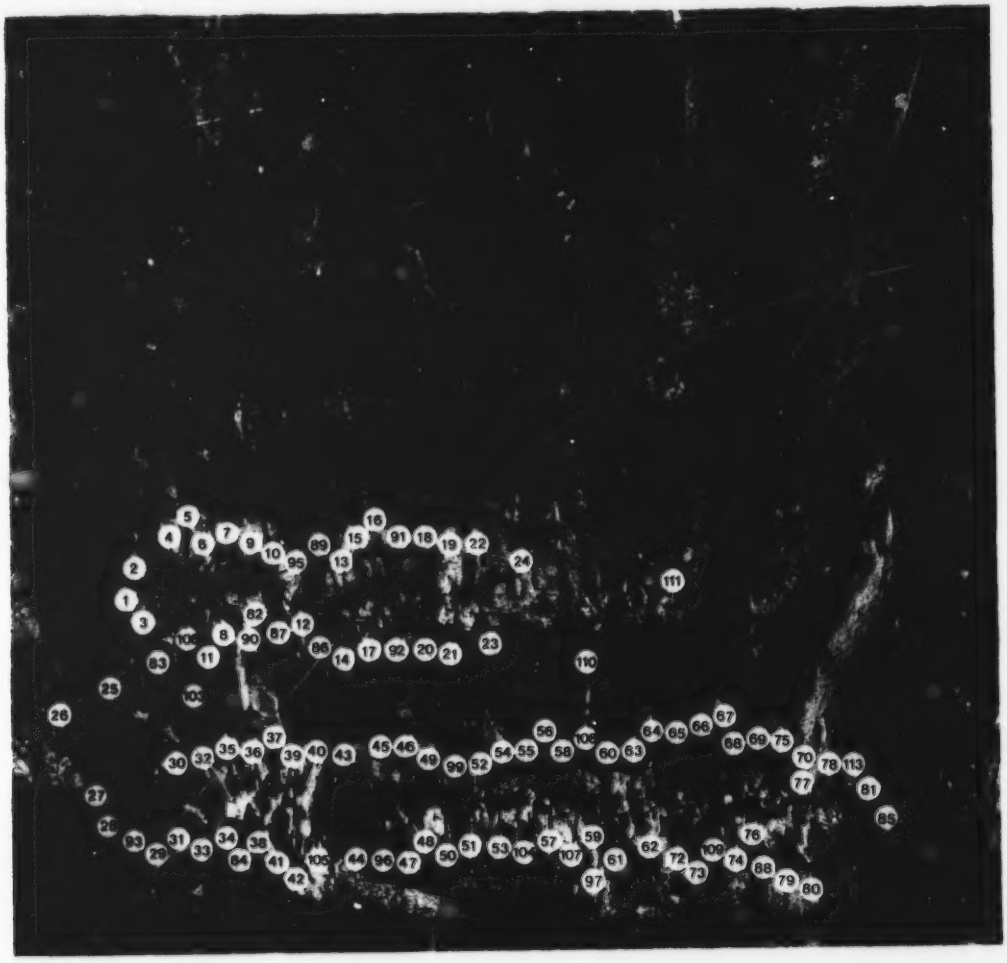
Vue rapprochée du secteur d'étude G4 montrant l'emplacement des sites de reproduction

Croquis du secteur d'étude G4

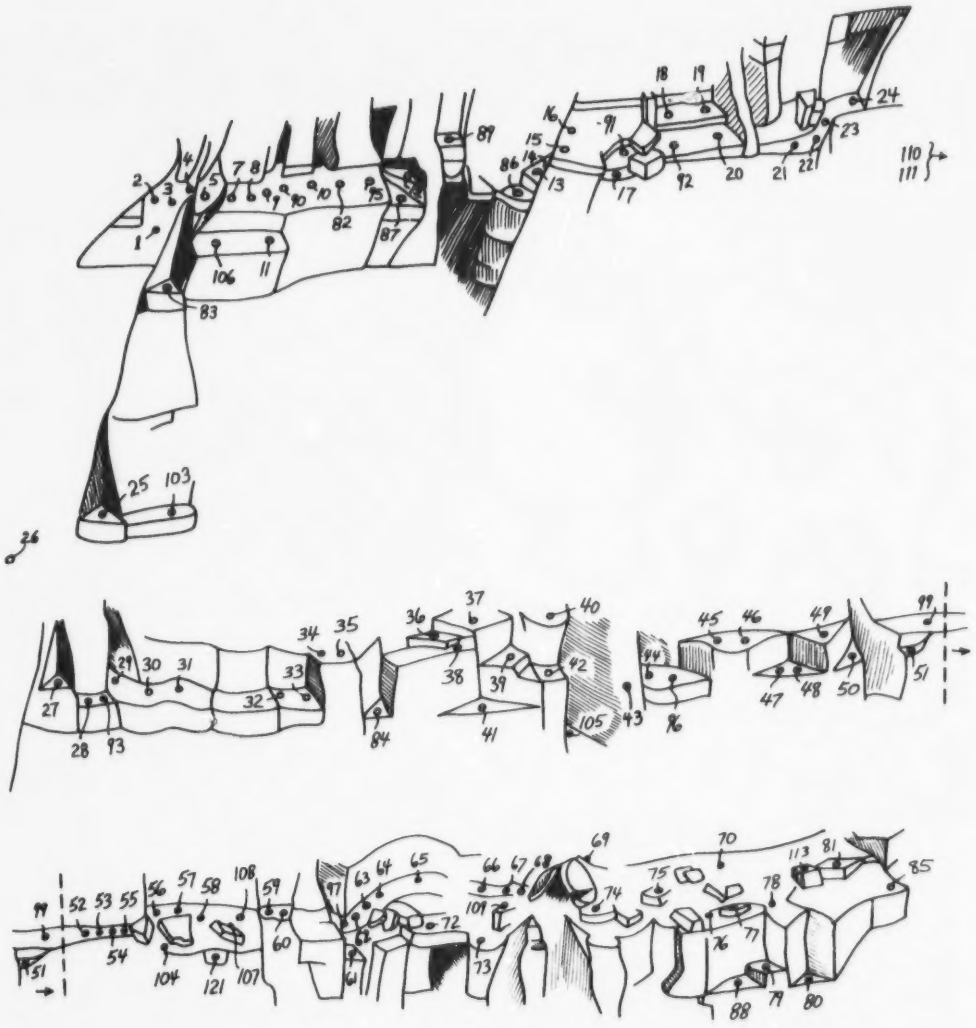
Dans certains secteurs d'étude, la densité des oiseaux reproducteurs était telle qu'il nous était impossible de localiser rapidement chacun des sites de reproduction, malgré que nous ayons pu nous familiariser avec l'emplacement et la structure du secteur. Dans ces cas, nous avons tracé des croquis qui ont été utilisés conjointement avec les photographies des secteurs. Nous avons amplifié certains détails utiles sur les croquis -- des particularités des falaises ou des points de repère -- qui n'étaient pas évidents sur les photos. Des croquis de tous les secteurs d'étude ou de certaines de leurs parcelles apparaissent aux pages suivantes



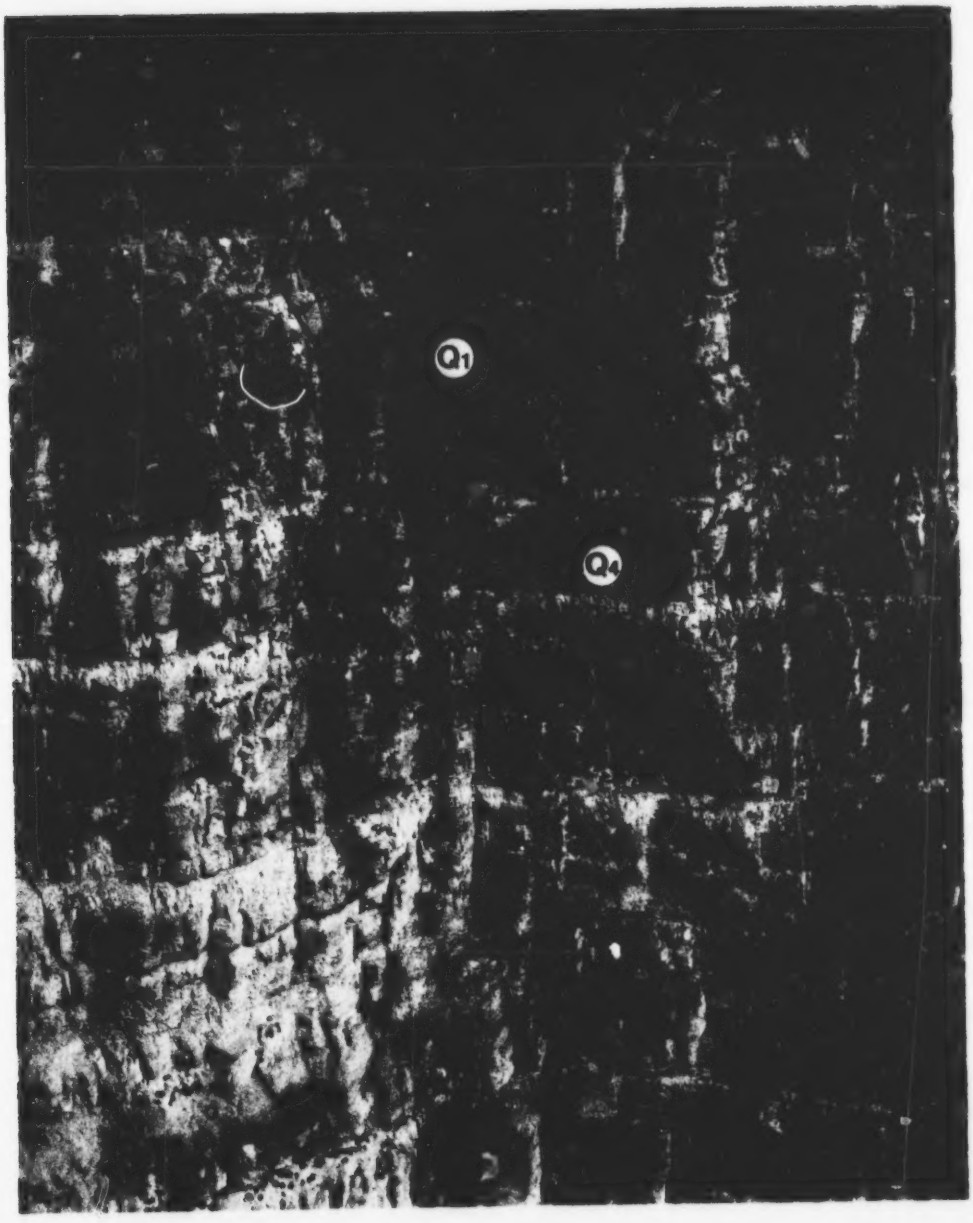
Vue rapprochée du secteur d'étude N montrant l'emplacement des sites de reproduction



Croquis du secteur d'étude N

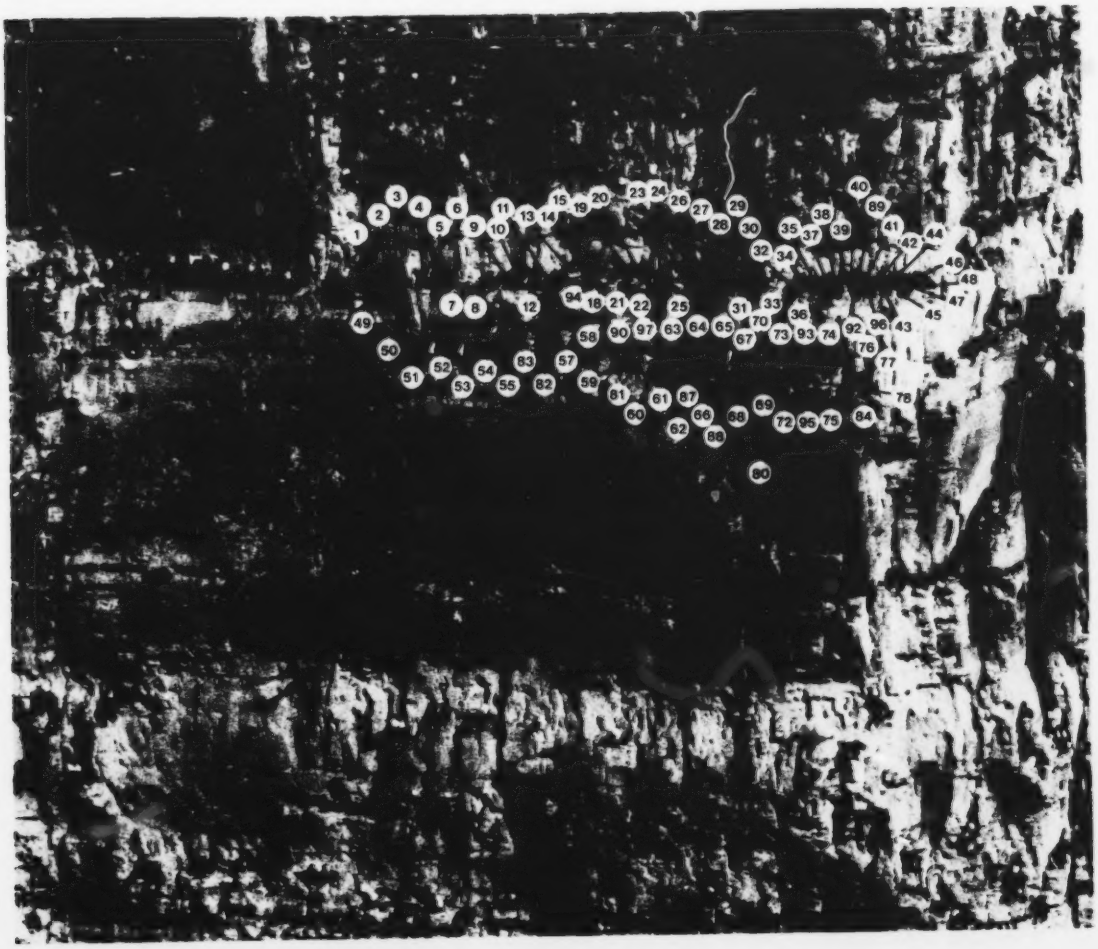


Vue d'ensemble des secteurs d'étude Q1 et Q4

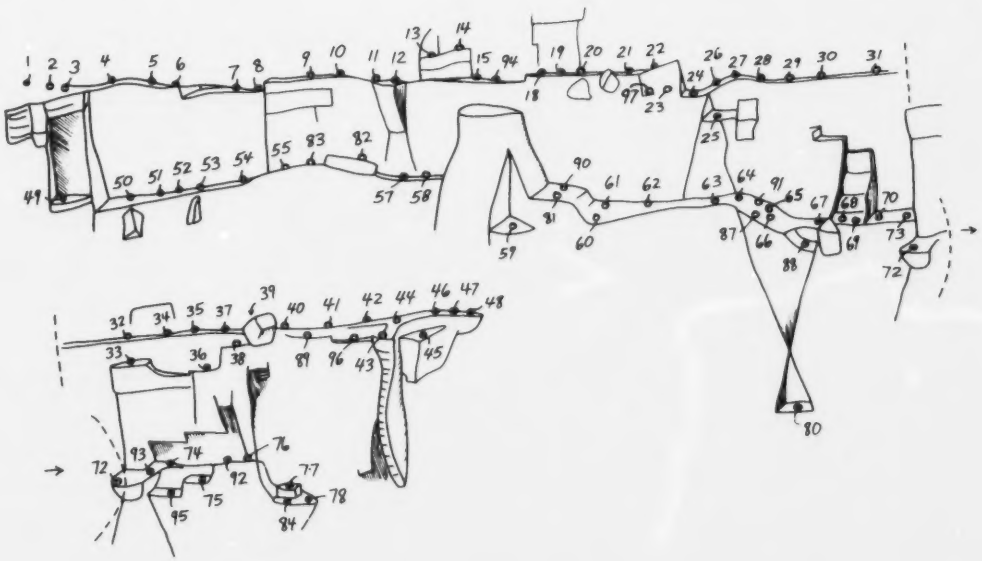


Vue d'ensemble du secteur d'étude Q1 montrant l'emplacement des sites de reproduction

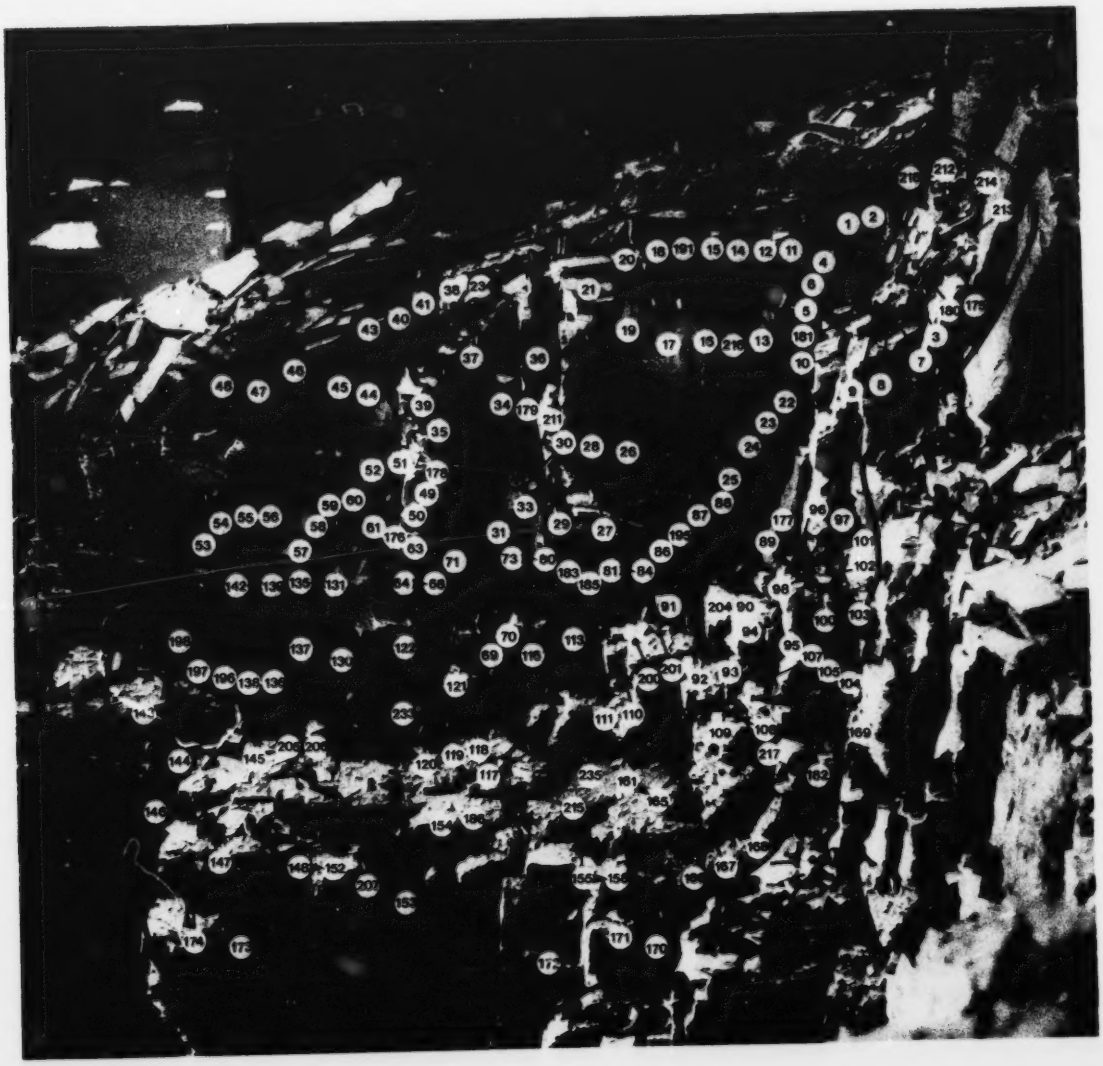
Vue rapprochée du secteur d'étude Q4 montrant l'emplacement des sites de reproduction



Croquis du secteur d'étude Q4

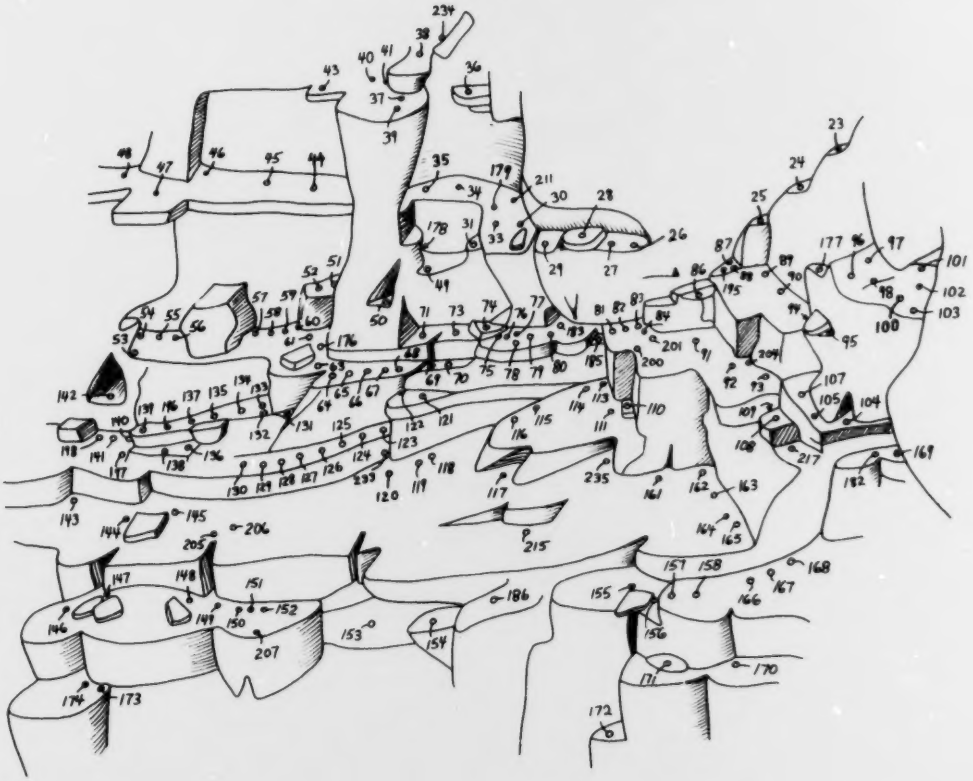


Vue rapprochée du secteur d'étude S1 montrant l'emplacement des sites de reproduction

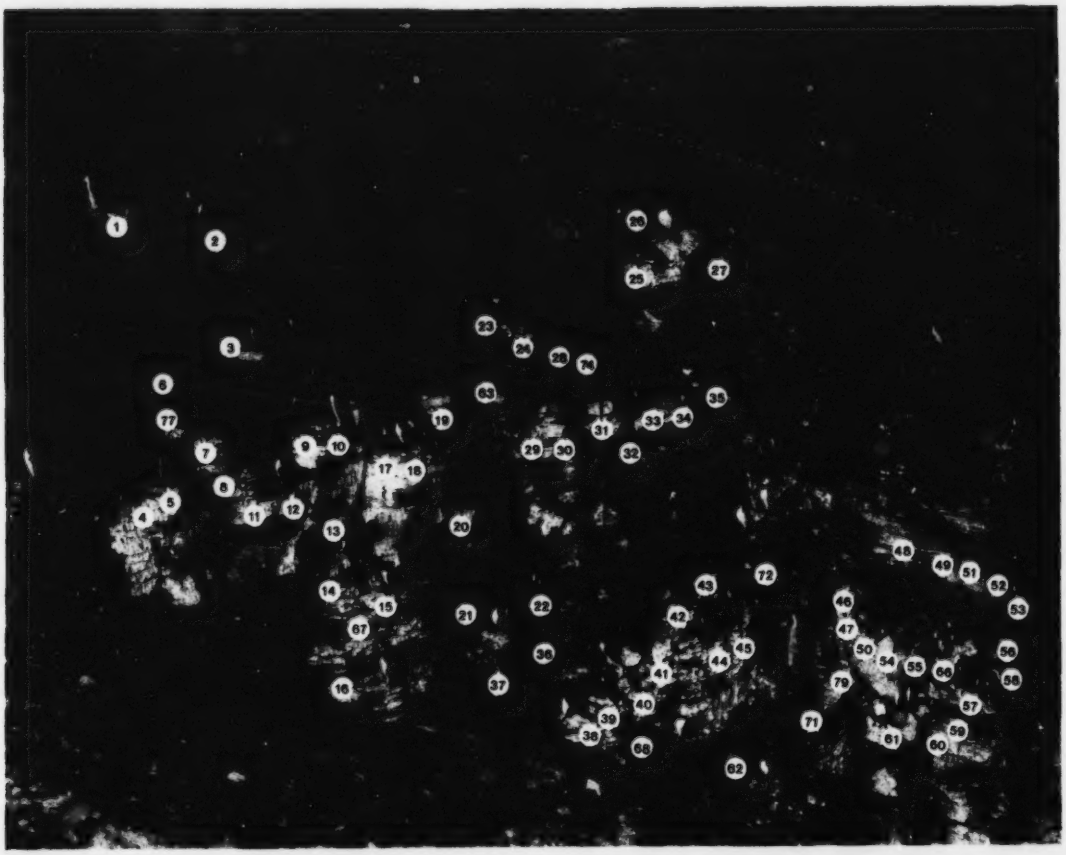


Les flèches indiquent que des sites se trouvent, dans leur ordre numérique, entre les deux chiffres ; ils ont été omis, faute d'espace

Croquis du secteur d'étude S1



Vue rapprochée du secteur d'étude U montrant l'emplacement des sites de reproduction



Annexe 2

Quelques données climatiques relevées au cours des mois d'été (mai à septembre) sur l'Île Prince-Léopold, 1975-1977

	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
Date	7h	19h	x̄	7h	19h	x̄	7h	19h	7h	19h	7h	19h
1975												
mai												
21	-10	-5	-7,5	22,0	28,0	25,0	SE	S	-	-	8,0	0,2
22	-5	-1	-3,0	8,0	9,0	8,5	S	NE	-	-	0,2	40,0
23	-4	-5	-4,5	17,6	8,0	12,8	NNE	NO	-	-	40,0	40,0
24	-7	-3	-5,0	14,4	19,2	16,8	SSO	SSE	-	-	0,2	0,2
25	-3	0	-1,5	19,2	1,6	10,4	SSE	NE	-	-	0,2	0,8
26	-2	-2	-2,0	11,2	22,4	16,8	SE	E	-	-	8,0	0,2
27	-2	-1	-1,5	16,0	36,8	26,4	NE	SSE	-	-	0,2	40,0
28	-1	1	0,0	16,0	16,0	16,0	E	ENE	-	-	40,0	40,0
29	0	4	2,0	11,2	8,0	9,6	E	ENE	-	-	40,0	40,0
30	4	0	2,0	4,8	28,8	16,8	ENE	NE	-	-	40,0	16,0
31	0	0	0,0	24,0	30,4	27,2	NNE	NNE	-	-	24,0	40,0
juin												
1er	0	-1	-0,5	27,2	25,6	26,4	NE	NE	-	-	16,0	1,2
2	-2	-2	-2,0	24,0	32,0	28,0	NE	NE	-	-	0,4	0,4
3	-1	-1	-1,0	40,0	22,4	31,2	NNE	NNE	-	-	0,4	0,2
4	1	0	0,5	25,6	22,4	24,0	ENE	ONO	-	-	3,2	24,0
5	0	4	2,0	16,0	8,0	12,0	S	S	-	-	40,0	40,0
6	1	1	1,0	9,6	6,4	8,0	SE	S	-	-	40,0	8,0
7	3	4	3,5	6,4	3,2	4,8	SE	NNE	-	-	0,4	16,0
8	3	4	3,5	3,2	6,4	4,8	SE	NNE	-	-	4,8	40,0
9	2	2	2,0	16,0	28,8	22,4	ONO	N	-	-	16,0	0,8
10	0	1	0,5	20,8	24,0	22,4	ONO	ONO	-	-	0,8	40,0
11	0	4	2,0	12,8	6,4	9,6	ONO	N	-	-	40,0	40,0
12	0	0	0,0	6,4	25,6	16,0	OSO	SE	-	-	0,8	0,4
13	0	3	1,5	20,8	4,8	12,8	ONO	SSE	10,5	16,2	0,4	40,0
14	2	7	4,5	9,6	19,2	14,4	ONO	O	18,5	21,8	0,4	40,0
15	7	9	8,0	4,8	6,4	5,6	SSO	OSO	23,3	23,2	40,0	40,0
16	10	9	9,5	4,8	8,0	6,4	OSO	SSO	25,1	23,6	40,0	40,0
17	8	2	5,0	17,6	27,2	22,4	O	NNO	20,2	20,2	40,0	40,0
18	-2	1	-0,5	27,2	17,6	22,4	NNO	SO	18,8	14,6	0,2	4,8
19	0	-1	-0,5	35,2	28,8	32,0	NO	O	10,8	10,9	0,2	0,4
20	-1	2	0,5	17,6	4,8	11,2	O	SE	11,1	09,2	0,4	1,6
21	0	-1	-0,5	24,0	48,0	36,0	E	NE	04,2	03,8	40,0	0,8
22	-1	3	1,0	33,6	14,4	24,0	ENE	NO	06,0	09,3	0,4	16,0
23	4	3	3,5	19,2	19,2	19,2	NNO	NNO	11,2	13,2	32,0	32,0
24	4	8	6,0	3,2	12,8	8,0	S	N	13,8	14,1	32,0	40,0
25	6	9	7,5	12,8	19,2	16,0	NNE	NO	15,2	15,0	40,0	40,0
26	6	7	6,5	16,0	40,0	28,0	NO	N	15,2	16,4	40,0	40,0
27	4	7	5,5	43,2	56,0	49,6	NO	NO	13,8	11,8	40,0	40,0
28	8	13	10,5	36,8	8,0	22,4	NO	NO	12,0	09,2	40,0	40,0
29	6	3	4,5	12,8	9,6	11,2	O	NNO	06,7	05,8	1,6	0,8
30	-1	1	0,0	38,4	41,6	40,0	NO	NO	03,8	06,2	0,2	32,0

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	7h	19h	7h	19h
juillet												
1er	1	4	2,5	38,4	30,4	34,4	N	NNO	06,6	06,3	1,6	40,0
2	7	8	7,5	8,0	28,8	18,4	N	NNO	06,6	08,0	40,0	40,0
3	3	6	4,5	20,8	17,6	19,2	NO	NNO	07,0	05,0	0,2	40,0
4	5	6	5,5	11,2	8,0	9,6	N	NNE	03,8	04,6	32,0	9,6
5	2	3	2,5	6,4	9,6	8,0	SSE	O	01,8	95,8	0,2	0,2
6	-1	2	0,5	27,2	17,6	22,4	NO	NO	96,2	99,1	0,2	16,0
7	1	4	2,5	25,6	28,8	27,2	N	NO	01,8	06,3	16,0	40,0
8	1	3	2,0	27,2	11,2	19,2	NO	O	10,9	14,8	16,0	40,0
9	0	4	2,0	33,6	6,4	20,0	NNO	SSO	16,0	17,0	1,2	40,0
10	0	2	1,0	14,4	27,2	20,8	SO	NO	11,2	07,2	0,2	0,2
11	0	0	0,0	22,4	35,6	29,0	NO	NO	02,2	00,3	8,0	0,2
12	1	4	2,5	14,4	27,2	20,8	NNO	NNO	01,1	03,2	8,0	40,0
13	1	1	1,0	27,2	38,4	32,8	NNO	NNO	05,0	04,3	40,0	8,0
14	-1	5	2,0	46,4	41,6	44,0	NNO	N	02,1	00,8	8,0	24,0
15	2	1	1,5	28,8	43,2	36,0	N	NNE	04,4	99,6	8,0	8,0
16	-1	0	-0,5	30,4	0,0	15,2	NNO	-	93,0	91,2	0,4	0,4
17	-1	2	0,5	24,0	22,2	23,1	NNE	NE	89,4	93,6	0,4	16,0
18	2	5	3,5	0,0	30,4	15,2	-	NNO	96,9	96,2	40,0	40,0
19	1	3	2,0	33,6	48,0	40,8	N	N	93,3	91,4	24,0	40,0
20	-1	0	-0,5	38,4	9,6	24,0	NO	E	90,3	92,8	0,2	0,8
21	-1	-1	-1,0	9,6	9,6	9,6	S	SE	99,8	98,0	0,2	0,4
22	0	2	1,0	22,4	16,0	19,2	E	NE	01,6	04,4	8,0	0,8
23	2	4	3,0	8,0	8,0	8,0	SO	S	06,7	06,0	8,0	16,0
24	1	2	1,5	16,0	8,0	12,0	SE	SO	04,8	04,2	0,4	0,4
25	3	3	3,0	4,8	4,8	4,8	ENE	ESE	04,2	02,6	40,0	8,0
26	2	3	2,5	3,2	9,6	6,4	E	N	01,9	03,8	0,4	3,2
27	2	2	2,0	1,6	8,0	4,8	E	S	05,7	10,5	1,6	0,2
28	4	4	4,0	6,4	19,2	12,8	SO	S	12,7	15,5	28,8	40,0
29	3	2	2,5	19,2	19,2	19,2	S	S	17,2	16,8	40,0	0,8
30	3	4	3,5	17,6	11,2	14,4	SSO	S	14,5	14,4	8,0	0,2
31	1	3	2,0	14,4	9,6	12,0	O	NNO	10,4	11,2	0,2	16,0
août												
1er	1	2	1,5	19,2	4,8	12,0	NO	SO	11,8	14,0	32,0	40,0
2	1	1	1,0	22,1	22,4	22,25	NO	ONO	11,0	11,0	0,2	16,0
3	-2	-1	-1,5	32,0	35,2	33,6	NO	NO	12,1	14,6	8,0	16,0
4	-1	3	1,0	16,0	27,2	21,6	NNO	N	16,0	17,0	0,4	16,0
5	1	4	2,5	28,8	22,7	25,75	N	N	17,2	16,0	40,0	16,0
6	3	6	4,5	9,6	20,8	15,2	NE	NNO	15,0	09,2	32,0	40,0
7	4	2	3,0	38,4	17,6	28,0	NNE	E	06,2	06,2	0,4	1,6
8	1	2	1,5	30,4	28,8	29,6	ENE	NE	06,1	06,8	1,6	0,8
9	2	2	2,0	6,4	17,6	12,0	E	N	05,1	05,4	16,0	16,0
10	1	1	1,0	9,6	19,2	14,4	S	E	08,9	11,2	0,8	0,4
11	-1	4	1,5	22,4	30,4	26,4	E	ENE	11,5	11,3	0,8	1,6
12	2	4	3,0	6,4	9,6	8,0	E	E	10,3	13,2	0,8	40,0
13	5	8	6,5	9,6	14,4	12,0	SSE	SSE	17,0	21,7	40,0	40,0

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	7h	19h	7h	19h
14	4	6	5,0	16,0	8,0	12,0	SSO	ONO	23,7	25,8	24,0	40,0
15	4	4	4,0	20,8	6,4	13,6	ONO	ONO	25,7	26,1	40,0	40,0
16	5	11	8,0	14,4	3,2	8,8	NO	SSO	24,7	21,5	40,0	40,0
17	9	13	11,0	6,4	11,2	8,8	SSO	ONO	18,7	13,4	40,0	40,0
18	-1	2	0,5	25,6	32,0	28,8	NNO	NNO	13,2	15,0	0,8	24,0
19	-1	-1	-1,0	33,6	36,8	35,2	NNO	NNO	15,3	17,2	0,8	8,0
20	-2	-1	-1,5	38,4	35,2	36,8	NO	ONO	17,9	18,1	0,8	16,0
21	-1	-2	-1,5	19,2	19,2	19,2	NO	NO	18,0	16,6	0,8	40,0
22	-2	-1	-1,5	20,8	9,6	15,2	NO	ONO	13,1	10,8	40,0	40,0
23	0	0	0,0	3,2	9,6	6,4	ONO	NE	08,2	04,8	40,0	40,0
24	-1	-2	-1,5	41,6	38,4	40,0	NE	NNO	98,0	00,7	0,2	24,0
25	-4	-3	-3,5	41,6	6,4	24,0	NO	NO	00,8	00,8	24,0	1,6
26	-6	-5	-5,5	24,0	28,8	26,4	NO	NO	01,0	01,9	24,0	1,6
27	-4	-1	-2,5	8,0	27,2	17,6	S	SO	00,6	97,8	40,0	0,2
28	1	0	0,5	16,0	33,6	24,8	O	OSO	99,1	02,2	40,0	16,0
29	-2	-2	-2,0	46,4	35,2	40,8	OSO	NO	04,9	06,8	0,4	0,8
30	-2	-1	-1,5	6,4	9,6	8,0	SO	SSO	04,1	98,1	16,0	0,4
31	-1	-2	-1,5	20,8	25,6	23,2	NE	NO	94,7	92,0	1,6	1,2
septembre												
1er	-6	-5	-5,5	32,0	35,2	33,6	NO	ENE	89,1	90,0	3,2	1,6
2	-7	-6	-6,5	49,6	35,2	42,4	ENE	NO	90,9	03,1	0,2	0,2
3	-7	-7	-7,0	19,2	16,0	17,6	NO	NO	08,0	11,2	24,0	24,0
4	-7	-6	-6,5	17,6	12,8	15,2	ONO	NO	14,3	15,8	3,2	12,8
5	-4	-1	-2,5	12,8	25,6	19,2	O	S	13,4	08,0	8,0	0,2
6	-1	-2	-1,5	12,8	24,0	18,4	S	NO	06,9	99,2	0,2	0,8
7	-8	-6	-7,0	19,2	27,2	23,2	ONO	NO	00,7	03,0	12,8	12,8
8	-7	-7	-7,0	28,8	17,6	23,2	NNO	NO	05,7	08,6	4,8	16,0
9	-7	-7	-7,0	12,8	22,4	17,6	NNE	N	07,2	05,6	0,4	16,0
10	-5	-6	-5,5	20,8	33,6	27,2	NO	NO	04,2	06,1	16,0	1,6
11	-7	-6	-6,5	24,0	24,0	24,0	NO	NNO	10,3	13,5	8,0	8,0
12	-7	-4	-5,5	16,0	3,2	9,6	NNO	O	15,0	16,2	16,0	32,0
13	-4	-3	-3,5	4,8	12,8	8,0	O	O	11,9	07,9	40,0	40,0
14	-6	-6	-6,0	16,0	9,6	12,8	O	SO	03,5	01,7	4,8	0,4
15	-6	-8	-7,0	24,0	28,8	26,4	NNO	O	99,5	5,6	0,4	16,0
16	-9	-8	-8,5	17,6	27,2	22,4	O	NNO	09,5	9,6	40,0	8,0
17	-10	-9	-9,5	27,2	22,4	24,8	NO	NNO	10,4	14,0	3,2	0,8
18	-10	-11	-10,5	27,2	9,6	18,4	NO	NNO	16,2	17,2	0,4	0,2
19	-9	-7	-8,0	6,4	12,8	9,6	SO	S	19,0	13,8	40,0	16,0
20	-7	-4	-5,5	27,2	22,4	24,8	S	S	11,3	7,0	16,0	0,1
21	-3	-6	-4,5	28,8	48,0	38,4	NNO	NO	03,0	8,0	0,1	0,1
22	-11	-7	-9,0	6,4	24,0	15,2	O	O	09,0	7,1	24,0	8,0
23	-10	-12	-11,0	12,8	24,0	18,4	O	NO	05,0	1,3	24,0	6,4
24	-14	-	-14,0	19,2	-	19,2	NO	-	03,1	-	24,0	-

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	7h	19h	7h	19h
1976												
mai												
6	-15	-14	-14,5	19,2	9,6	14,4	ONO	O	-	-	2,4	16,0
7	-18	-17	-17,5	19,2	17,6	18,4	NO	ONO	01,0	00,4	12,8	16,0
8	-19	-19	-19,0	4,8	25,6	15,2	ONO	NNO	99,1	01,8	8,0	4,8
9	-19	-19	-19,0	24,0	27,2	25,6	NNO	NO	93,0	01,0	3,2	0,2
10	-21	-18	-19,5	24,0	6,4	15,2	NO	O	05,2	03,4	11,2	24,0
11	-17	-16	-16,5	12,8	24,0	18,4	SO	N	07,4	01,0	16,0	0,2
12	-15	-14	-14,5	33,6	28,8	31,2	N	NNO	05,1	13,6	8,0	16,0
13	-14	-12	-13,0	8,0	20,8	14,4	NNO	NNE	14,7	12,0	40,0	24,0
14	-14	-14	-14,0	8,0	27,2	17,6	NNO	ONO	13,0	16,0	16,0	16,0
15	-17	-16	-16,5	36,8	11,2	24,0	O	SO	26,0	25,0	0,2	40,0
16	-15	-14	-14,5	12,8	22,4	17,6	NO	NO	22,0	17,3	16,0	40,0
17	-18	-17	-17,5	40,0	27,2	33,6	NO	NNO	15,3	21,1	16,0	8,0
18	-17	-13	-15,0	8,0	22,4	15,2	NNO	N	12,3	00,0	24,0	24,0
19	-11	-8	-9,5	33,6	22,4	28,0	NE	ENE	05,0	03,3	0,4	0,2
20	-12	-11	-11,5	51,2	8,0	29,6	ONO	OSO	12,9	26,5	0,2	32,0
21	-12	-12	-12,0	24,0	36,8	30,2	SSO	OSO	22,0	22,0	0,2	0,2
22	-16	-12	-14,0	24,0	19,2	21,6	NO	SO	30,8	30,5	24,0	32,0
23	-12	-11	-11,5	4,8	8,0	6,4	O	NO	28,5	24,0	24,0	32,0
24	-11	-9	-10,0	22,4	22,4	22,4	ONO	NO	18,0	02,4	40,0	40,0
25	-11	-9	-10,0	41,6	44,8	43,2	NO	NNO	17,3	15,1	40,0	0,4
26	-12	-7	-9,5	14,4	8,0	11,2	NNO	S	17,9	20,0	6,4	32,0
27	-8	-7	-7,5	12,8	12,8	12,8	E	N	21,0	18,0	32,0	40,0
28	-8	-5	-6,5	9,6	14,4	12,0	E	NNE	25,4	28,0	40,0	40,0
29	-6	1	-2,5	11,2	19,2	15,2	NNE	NNE	28,1	29,8	40,0	40,0
30	2	6	4,0	14,4	4,8	9,6	NNE	NNO	30,9	30,2	40,0	40,0
31	-1	-1	-1,0	12,8	30,4	21,6	NO	NNO	29,5	26,9	40,0	40,0
juin												
1er	-3	-6	-4,5	46,4	40,0	43,2	O	NNO	21,6	19,9	1,6	3,2
2	-4	-6	-5,0	19,2	27,2	23,2	NNO	ONO	01,9	01,6	40,0	40,0
3	-6	-6	-6,0	16,0	9,6	12,8	NNO	N	10,7	09,2	32,0	16,0
4	-6	-5	-5,5	12,8	11,2	12,0	N	N	06,9	06,0	40,0	40,0
5	-4	-3	-3,5	14,4	30,4	22,4	N	NO	01,8	99,8	24,0	0,2
6	-4	-3	-3,5	3,2	11,2	7,2	SE	E	03,2	08,0	1,6	40,0
7	-3	-1	-2,0	22,4	14,4	18,4	O	NNO	09,8	10,1	12,8	40,0
8	-3	2	-0,5	25,6	3,2	14,4	ONO	NNO	08,0	09,6	0,2	40,0
9	0	0	0	9,6	6,4	8,0	NE	OSO	01,1	01,3	40,0	24,0
10	-6	-4	-5,0	14,4	38,4	26,4	ONO	ONO	11,3	12,0	0,2	0,2
11	-3	-2	-2,5	36,8	36,8	36,8	NO	NO	09,2	06,0	16,0	0,2
12	-3	-2	-2,5	30,4	30,4	30,4	O	ONO	04,1	05,5	0,2	9,6
13	-2	-3	-2,5	19,2	27,2	23,2	O	ONO	07,7	09,5	16,0	0,2
14	-3	-2	-2,5	28,8	6,4	17,6	NNO	NO	08,9	10,3	16,0	40,0
15	-4	-3	-3,5	8,0	12,8	10,4	S	S	00,0	00,5	0,4	0,4
16	-3	-1	-2,0	14,4	28,8	21,6	SSE	SSE	98,6	93,3	0,2	0,2

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	X	7h	19h	X	7h	19h	7h	19h	7h	19h
17	-2	-1	-1,5	17,6	11,2	14,4	OSO	SO	92,5	00,5	3,2	0,4
18	-1	-1	-1,0	8,0	8,0	8,0	SSE	NNE	90,9	04,3	0,4	32,0
19	-2	-1	-1,5	6,4	22,4	14,4	N	NNO	06,8	09,5	16,0	16,0
20	-1	-1	-1,0	1,6	16,0	8,8	NNE	ONO	10,6	12,7	40,0	9,6
21	-2	1	-0,5	25,6	11,2	18,4	ONO	O	12,5	14,8	0,2	40,0
22	-2	-1	-1,5	4,8	19,2	12,0	N	NNO	01,7	01,6	4,8	40,0
23	0	2	1,0	17,6	17,6	17,6	NNO	NO	14,8	02,0	40,0	40,0
24	2	3	2,5	12,8	6,4	9,6	NO	SSO	16,8	15,3	40,0	40,0
25	-1	0	-0,5	9,6	20,8	15,2	SE	NNO	07,0	11,8	0,2	8,0
26	-1	1	0,0	20,8	8,0	14,4	ONO	O	14,5	01,2	40,0	40,0
27	1	2	1,5	11,2	9,6	10,4	OSO	SSO	08,2	10,1	0,2	40,0
28	-2	-2	-2,0	27,2	4,8	16,0	ONO	S	12,2	11,1	32,0	8,0
29	-2	-1	-1,5	6,4	32,0	19,2	ENE	ONO	00,4	00,2	0,4	40,0
30	-2	-1	-1,5	33,6	32,0	32,8	O	ONO	02,0	07,5	1,6	16,0
juillet												
1er	-1	-1	-1,0	14,4	12,8	13,6	ONO	SSE	12,7	09,5	16,0	16,0
2	-1	-1	-1,0	48,0	27,2	37,6	ESE	ONO	10,1	99,7	0,0	0,0
3	-2	0	-1,0	41,6	17,6	29,6	NO	NO	00,0	01,6	32,0	32,0
4	0	3	1,5	8,0	0,0	4,0	N	-	14,1	09,4	40,0	40,0
5	-1	1	0,0	8,0	4,8	6,4	ENE	NE	00,5	00,3	40,0	0,4
6	1	5	3,0	16,0	6,4	11,2	NNE	NO	04,9	05,9	40,0	40,0
7	-1	2	0,5	1,6	24,0	12,8	S	N	06,6	08,8	0,4	40,0
8	2	1	1,5	22,6	33,6	28,1	NNE	NNO	00,6	11,1	40,0	11,2
9	0	1	0,5	12,4	17,6	15,0	NE	NNO	01,1	01,3	0,2	11,2
10	-1	0	-0,5	11,2	19,2	15,2	NO	NO	13,1	10,8	1,6	1,6
11	0	1	0,5	12,4	17,6	15,0	ONO	NO	00,9	00,7	0,8	0,8
12	-1	-1	-1,0	38,4	40,0	39,2	NO	ONO	00,7	00,0	0,2	3,2
13	-1	-1	-1,0	36,8	43,2	40,0	ONO	ONO	12,2	13,2	0,4	32,0
14	2	2	2,0	36,8	8,0	22,4	ONO	ONO	13,3	13,9	40,0	40,0
15	1	0	0,5	3,2	8,0	5,6	SO	SE	01,4	12,3	40,0	24,0
16	0	1	0,5	17,6	24,0	20,8	NNO	ONO	09,0	08,9	8,0	40,0
17	0	3	1,5	24,0	16,0	20,0	NNO	SSE	00,8	01,1	16,0	40,0
18	1	3	2,0	27,2	40,0	33,6	NNO	NO	10,9	10,9	40,0	40,0
19	1	3	2,0	44,8	49,6	47,2	NO	NO	07,3	04,1	40,0	40,0
20	3	7	5,0	33,6	12,8	23,2	NNO	N	04,2	07,0	40,0	40,0
21	6	8	7,0	4,8	14,4	9,6	SO	NO	01,2	01,3	40,0	40,0
22	5	8	6,5	22,4	19,2	20,8	NO	ONO	11,9	08,7	40,0	40,0
23	1	8	4,5	36,8	9,6	23,2	ESE	SSE	00,7	00,8	0,8	32,0
24	1	2	1,5	20,8	12,8	16,8	NE	N	01,0	12,0	0,2	0,8
25	1	9	5,0	12,8	20,8	16,8	N	NNO	14,0	01,7	0,4	40,0
26	6	11	8,5	17,6	12,8	15,2	NNO	NNE	01,8	02,2	40,0	40,0
27	6	9	7,5	12,8	8,0	10,4	E	NNO	23,0	21,1	40,0	40,0
28	9	11	10,0	28,8	17,6	23,2	NO	NO	19,6	20,3	40,0	40,0
29	3	2	2,5	27,2	28,8	28,0	NE	NE	23,9	27,2	32,0	32,0
30	-1	9	4,0	20,8	16,0	18,4	NE	ONO	25,8	20,3	0,2	40,0
31	9	6	7,5	6,4	30,4	18,4	SO	E	13,0	06,0	40,0	0,2

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	7h	19h	7h	19h
août												
1er	0	1	0,5	36,8	35,2	36,0	ONO	NO	05,0	01,9	0,4	24,0
2	0	4	2,0	35,2	32,0	33,6	NO	NNE	96,7	98,5	1,2	40,0
3	2	2	2,0	35,2	51,2	43,2	NO	ONO	99,8	99,9	16,0	0,8
4	0	1	0,5	44,8	40,0	42,8	NO	ONO	02,1	94,1	24,0	16,0
5	0	0	0,0	14,4	32,0	23,2	ONO	ONO	95,8	99,0	0,8	0,4
6	0	2	1,0	20,8	22,4	21,6	NO	NO	96,0	04,0	0,4	40,0
7	1	-1	0,0	17,6	14,4	16,0	ONO	SSO	99,4	94,6	6,4	0,2
8	-2	-1	-1,5	20,8	4,8	12,8	NO	SO	93,4	97,0	32,0	40,0
9	0	1	0,5	24,0	27,2	25,6	ONO	ONO	01,5	05,3	0,4	16,0
10	-1	-1	-1,0	22,4	24,0	23,2	NO	NO	09,7	13,5	0,2	0,4
11	-2	0	-1,0	24,0	48,0	36,0	NO	ONO	13,2	13,7	0,4	32,0
12	2	1	1,5	20,8	27,2	24,0	ONO	ONO	11,9	99,1	40,0	0,2
13	-2	-1	-1,5	24,0	41,6	32,8	NNO	NNO	10,0	09,0	8,0	9,6
14	-1	-1	-1,0	33,6	38,4	36,0	NO	ONO	08,9	11,0	1,6	0,8
15	-2	-1	-1,5	41,6	30,4	36,0	ONO	O	14,7	16,9	0,8	0,4
16	-1	-1	-1,0	24,0	27,2	25,6	NNO	NO	16,6	15,4	1,6	9,6
17	2	3	2,5	6,4	6,4	6,4	NO	OSO	16,7	16,0	40,0	40,0
18	4	3	3,5	25,6	16,0	20,8	ESE	E	15,1	10,2	40,0	40,0
19	2	1	1,5	16,0	6,4	11,2	E	S	30,0	98,0	40,0	0,2
20	0	-2	-1,0	9,6	35,2	22,4	O	ONO	96,0	99,4	0,2	3,2
21	-3	-1	-2,0	30,4	35,2	32,8	ONO	ONO	02,5	02,2	16,0	16,0
22	-4	-2	-3,0	8,0	8,0	8,0	SSO	S	99,1	92,4	0,4	0,4
23	-2	-4	-3,0	25,6	33,6	29,6	ONO	O	93,0	00,1	0,8	16,0
24	-4	-3	-3,5	16,0	27,2	21,6	S	ONO	95,0	92,3	0,2	0,4
25	-3	-2	-2,5	41,6	46,4	44,0	ONO	N	94,9	97,0	0,4	24,0
26	-4	-3	-3,5	35,2	35,2	35,2	NO	NO	04,7	07,2	40,0	40,0
27	-3	-	-3,0	32,0	33,6	32,8	N	ONO	08,3	11,2	40,0	40,0
28	-3	-1	-2,0	35,2	3,2	19,2	ONO	NO	11,5	16,4	40,0	40,0
29	-3	-2	-2,5	9,6	9,6	9,6	NO	NO	18,9	17,0	40,0	40,0
30	-1	-1	-1,0	46,4	54,4	50,4	NO	NNO	14,0	19,2	40,0	40,0
31	-1	-2	-1,5	20,8	24,0	22,4	N	NE	24,0	23,0	40,0	0,2
septembre												
1er	-3	-2	-2,5	16,0	8,0	12,0	ENE	NO	17,3	14,0	0,2	40,0
2	-1	-1	-1,0	11,2	19,2	15,2	O	ONO	11,6	11,9	40,0	0,4
3	-3	-2	-2,5	19,2	32,0	25,6	ONO	NO	11,1	10,0	0,4	8,0
4	-3	-1	-2,0	12,8	12,8	12,8	NO	N	10,2	13,0	1,6	40,0
5	-1	-3	-2,0	3,2	17,6	10,4	ONO	NE	15,3	17,0	40,0	0,2
6	-3	-2	-2,5	17,6	6,4	12,0	NE	E	10,0	23,0	0,2	40,0
7	-2	-3	-2,5	11,2	22,4	16,8	E	E	25,2	25,3	0,2	32,0
8	-3	-3	-3,0	24,0	32,0	28,0	NE	NE	23,9	13,7	0,2	12,8
9	-2	-2	-2,0	62,4	51,2	56,8	NE	NE	96,6	93,0	12,8	0,2
10	-1	-2	-1,5	36,8	24,0	30,4	NNE	N	95,0	98,0	0,2	32,0
11	-3	-2	-2,5	14,4	24,0	19,2	N	NNO	90,0	03,0	40,0	40,0
12	-3	-3	-3,0	12,8	12,8	12,8	NNO	NO	09,0	10,2	40,0	40,0
13	-4	-4	-4,0	24,0	11,2	17,6	NO	NO	11,4	13,3	32,0	32,0

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	X	7h	19h	X	7h	19h	7h	19h	7h	19h
14	-4	-5	-4,5	22,4	28,8	25,6	NNO	NO	15,0	12,1	40,0	40,0
15	-3	-4	-3,5	24,0	17,6	20,8	NNO	NNO	11,0	10,0	40,0	40,0
16	-4	-7	-5,5	14,4	11,2	12,8	NNE	NNE	08,8	00,0	40,0	8,0
17	-6	-7	-6,5	17,6	25,6	21,6	NO	NO	10,0	10,0	40,0	0,4
18	-8	-8	-8,0	19,2	19,2	19,2	NNO	ONO	11,7	12,1	32,0	32,2
19	-8	-8	-8,0	16,0	41,6	28,8	O	O	10,0	10,0	0,4	24,0
20	-7	-8	-7,5	36,8	41,6	39,2	NO	NO	12,3	15,0	24,0	32,0
21	-8	-7	-7,5	32,0	30,4	31,2	N	NNE	18,0	21,1	32,0	32,0
22	-8	-6	-7,0	6,4	12,8	9,6	NNE	NNO	20,4	17,9	32,0	40,0
23	-5	-4	-4,5	30,4	19,2	24,8	NNO	NNO	14,0	13,1	40,0	8,0
24	-4	-4	-4,0	4,8	9,6	7,2	ESE	N	12,0	20,0	0,8	0,2
25	-4	-3	-3,5	27,2	8,0	17,6	N	NE	19,0	13,2	16,0	4,8
26	-3	-4	-3,5	19,2	19,2	19,2	NNO	NNE	01,0	12,0	8,0	0,4
27	-3	-	-3,0	24,0	-	24,0	NNE	-	11,4	-	0,0	-
1977 juin												
2	-	-1	-1,0	-	6,4	6,4	-	NNO	-	15,9	-	40,0
3	-4	-3	-3,5	22,4	25,6	24,0	NNE	NNE	18,4	18,2	16,0	16,0
4	-3	-2	-2,5	17,6	36,8	27,2	NO	NO	17,8	14,3	24,0	40,0
5	-4	-2	-3,0	20,8	17,6	19,2	ONO	E	15,7	19,9	3,2	40,0
6	-2	-1	-1,5	20,8	8,0	14,4	NNE	NNE	19,4	21,0	16,0	24,0
7	-2	-1	-1,5	4,8	1,6	3,2	NNE	NNE	22,8	24,2	4,8	0,4
8	-3	1	-1,0	4,8	9,6	7,2	NE	NNE	24,8	23,5	0,4	40,0
9	-2	1	-0,5	17,6	22,4	20,0	NNE	NNE	20,8	17,5	40,0	40,0
10	-2	0	-1,0	28,8	32,0	30,4	NNE	N	11,0	07,3	0,4	1,6
11	-1	2	0,5	32,0	27,2	29,5	NNE	NNE	06,1	07,8	32,0	40,0
12	0	3	1,5	36,8	25,6	31,2	N	NE	06,9	08,5	40,0	40,0
13	0	3	1,5	30,4	14,4	22,4	N	NE	10,3	12,6	0,4	40,0
14	3	0	1,5	33,6	30,4	32,0	NE	N	12,2	13,5	40,0	40,0
15	-1	-2	-1,5	24,0	4,8	14,4	NNE	NNE	13,0	11,9	0,2	1,6
16	3	3	3,0	3,2	6,4	4,8	NE	NE	11,1	10,5	3,2	8,0
17	0	1	0,5	12,8	27,2	20,0	N	NO	12,4	16,9	32,0	40,0
18	0	2	1,0	9,6	4,8	7,2	O	SSO	19,8	22,0	0,2	40,0
19	0	5	2,5	6,4	12,8	9,6	SSO	OSO	21,9	20,2	40,0	40,0
20	-2	-1	1,5	14,4	16,0	15,2	SSO	SSO	16,8	12,0	0,4	0,4
21	3	1	2,0	14,4	27,2	20,8	O	NO	07,6	08,9	40,0	0,2
22	1	4	2,5	19,2	22,4	20,8	N	N	11,1	12,5	40,0	40,0
23	3	1	2,0	20,8	38,4	29,6	NO	ONO	10,3	06,4	40,0	24,0
24	1	7	4,0	25,6	8,0	16,8	NNO	NNO	07,1	07,2	40,0	40,0
25	2	0	1,0	14,4	32,0	23,2	NE	NNE	04,6	04,9	40,0	40,0
26	0	1	0,5	14,4	30,4	22,4	NE	NNE	08,0	09,5	40,0	32,0
27	-	-2	-1,0	32,0	32,0	32,0	N	E	06,9	06,4	1,6	0,4
28	-2	0	-1,0	30,4	51,2	40,8	NE	ENE	10,8	09,4	0,2	16,0
29	-1	-1	-1,0	25,6	16,0	20,8	E	E	09,7	09,9	0,4	0,4
30	-1	-1	-1,0	19,2	28,8	24,0	NE	NE	10,2	13,2	0,2	0,2

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	X	7h	19h	X	7h	19h	7h	19h	7h	19h
juillet												
1er	-1	3	1,0	19,2	9,6	14,4	NE	ENE	15,4	16,3	0,2	40,0
2	0	-1	-0,5	30,4	48,0	39,2	NE	NE	16,1	13,1	0,4	0,4
3	-1	0	-0,5	32,0	27,2	29,6	NE	NNE	13,1	14,8	0,4	16,0
4	-1	3	1,0	25,6	33,6	29,6	NE	NE	15,8	17,4	16,0	16,0
5	1	8	4,5	17,6	9,6	13,6	NE	NO	18,0	19,0	16,0	40,0
6	5	6	5,5	16,0	32,0	24,0	NO	O	18,4	18,2	40,0	40,0
7	4	5	4,5	8,0	24,0	16,0	ONO	NO	17,7	17,1	40,0	40,0
8	5	8	6,5	14,4	9,6	12,0	NO	O	13,8	11,9	40,0	40,0
9	5	6	5,5	9,6	17,6	13,6	NO	NO	11,6	11,8	40,0	40,0
10	1	1	1,0	35,2	25,6	30,4	E	NNE	12,3	16,0	32,0	8,0
11	1	4	2,5	41,6	41,6	41,6	NE	NNE	18,4	21,3	16,0	40,0
12	4	7	5,5	22,4	9,6	16,0	NNE	NE	21,4	19,1	40,0	40,0
13	5	8	6,5	22,4	20,8	21,6	NNE	NE	15,6	14,5	40,0	40,0
14	4	1	2,5	28,8	36,8	32,8	NNE	NE	14,2	14,8	40,0	16,0
15	1	1	1,0	38,4	16,0	27,2	NNE	NNE	11,7	09,8	0,4	0,2
16	6	2	4,0	14,4	30,4	22,4	NNE	NNE	08,7	07,5	40,0	24,0
17	2	1	1,5	32,0	27,2	29,6	NE	ENE	07,8	06,9	0,2	0,2
18	1	6	3,5	17,6	6,4	12,0	NE	NE	01,0	11,8	16,0	40,0
19	4	1	2,5	11,2	14,4	12,8	NE	NE	12,9	12,5	40,0	40,0
20	7	13	10,0	9,6	20,8	15,2	NNE	ONO	10,4	09,2	40,0	40,0
21	8	10	9,0	27,2	30,4	28,8	ONO	O	09,4	10,7	40,0	40,0
22	7	9	8,0	33,6	40,0	36,8	NNO	NNO	12,0	10,7	40,0	40,0
23	3	4	3,5	38,4	44,8	41,6	NO	NO	08,8	11 4	32,0	40,0
24	2	9	5,5	25,6	27,2	26,4	NO	NO	14,4	15,7	40,0	40,0
25	6	9	7,5	22,4	24,0	23,2	NO	NNO	13,5	12,2	40,0	40,0
26	5	2	3,5	33,6	30,4	32,0	ONO	ONO	10,1	10,6	40,0	16,0
27	1	1	1,0	27,2	36,8	32,0	NO	ONO	09,7	06,4	0,4	0,8
28	-1	1	0,0	36,8	24,0	30,4	ONO	ONO	01,8	98,0	0,4	8,0
29	1	2	1,5	28,8	25,6	27,2	NNO	NE	97,7	01,3	32,0	0,2
30	4	5	4,5	27,2	35,2	31,2	NNO	NO	03,9	05,3	40,0	40,0
31	0	2	1,0	35,2	12,8	24,0	NNE	NNE	04,9	07,6	0,4	8,0
août												
1er	1	6	3,5	4,8	6,4	5,6	NNE	NNE	11,4	14,9	40,0	40,0
2	1	1	1,0	27,2	40,0	33,6	NE	NE	15,0	14,6	0,2	0,2
3	1	4	2,5	32,0	41,6	36,8	NE	NE	16,0	15,0	0,4	0,4
4	4	3	3,5	27,2	20,8	24,0	NE	ENE	14,9	17,9	0,4	16,0
5	5	7	6,0	36,8	19,2	28,0	E	ENE	15,2	17,8	40,0	40,0
6	6	8	7,0	17,6	4,8	11,2	NE	NE	17,7	18,4	40,0	40,0
7	7	10	8,5	3,2	17,6	10,4	NNO	NO	18,2	18,0	40,0	40,0
8	6	4	5,0	0,0	8,0	4,0	-	ONO	16,5	14,5	40,0	40,0
9	2	3	2,5	1,6	4,8	3,2	SO	E	13,2	13,8	0,4	0,4
10	2	2	2,0	24,0	27,2	25,6	NE	E	13,1	14,3	40,0	32,0
11	1	2	1,5	28,8	33,6	31,2	E	E	15,8	18,9	0,2	40,0
12	2	2	2,0	14,4	28,8	21,6	NE	ONO	20,2	15,9	40,0	40,0
13	0	1	0,5	19,2	1,6	10,4	NO	NE	12,8	14,1	1,6	0,8
14	1	2	1,5	24,0	30,4	27,2	NE	NE	15,1	14,5	8,0	40,0
15	1	2	1,5	17,6	28,8	23,2	-	NNE	13,3	14,3	32,0	0,4

Annexe 2 (suite)

Date	Température de l'air, °C			Vitesse du vent, km/h			Direction du vent*		Pression barométrique, mb †		Visibilité‡ km	
	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	$\bar{x}$	7h	19h	7h	19h	7h	19h
16	1	3	2,0	0,0	11,2	5,6	-	NNE	16,4	16,4	32,0	40,0
17	2	2	2,0	0,0	1,6	0,8	-	SSE	14,4	12,6	40,0	24,0
18	-1	0	-0,5	0,0	20,8	10,4	-	NNE	11,3	11,1	0,4	32,0
19	1	1	1,0	54,4	40,0	47,2	NNE	ENE	06,4	08,4	0,4	0,2
20	1	2	1,5	16,0	16,0	16,0	ENE	NNE	15,1	20,1	24,0	1,2
21	1	3	2,0	33,6	32,0	32,8	NNE	NE	21,1	22,6	16,0	32,0
22	6	10	8,0	20,8	0,0	10,4	NE	-	20,1	24,1	40,0	40,0
23	4	6	5,0	0,0	19,2	9,6	-	ONO	24,2	23,1	40,0	40,0
24	0	4	2,0	20,8	14,4	17,6	NNE	NNE	21,2	20,6	40,0	40,0
25	1	1	1,0	20,8	30,4	25,6	NE	E	19,2	17,4	32,0	40,0
26	0	2	1,0	27,2	12,8	20,0	NE	NE	14,8	12,1	32,0	32,0
27	2	4	3,0	4,8	11,2	8,0	NNE	NNO	09,7	06,4	40,0	40,0
28	1	2	1,5	19,2	20,8	20,0	NNO	ONO	05,9	05,8	40,0	40,0
29	0	1	0,5	0,0	25,6	12,8	-	NO	06,4	08,8	32,0	16,0
30	-2	-1	-1,5	17,6	28,8	23,2	NNO	ONO	10,5	13,2	0,8	0,4
31	-2	-1	-1,5	32,0	14,4	23,2	ONO	ONO	14,3	15,0	3,2	8,0
septembre												
1er	-2	2	0,0	4,8	6,4	5,6	SO	ONO	13,4	11,9	8,0	32,0
2	1	-1	0,0	6,4	28,8	17,6	O	O	09,9	09,4	32,0	40,0
3	-4	1	-1,5	24,0	22,4	23,2	ONO	SO	09,0	01,9	1,6	1,6
4	-2	-3	-2,5	22,4	44,8	33,6	O	O	00,5	02,2	32,0	0,4
5	-3	-3	-3,0	22,4	30,4	26,4	O	O	00,9	02,9	0,8	40,0
6	-6	-5	-5,5	22,4	27,2	24,8	NO	NO	06,7	10,3	10,0	40,0
7	-4	-3	-3,5	19,2	25,6	22,4	-	NO	11,4	11,3	24,0	3,2
8	-4	-5	-4,5	9,6	11,2	10,4	NO	ONO	08,9	09,9	8,0	40,0
9	-4	-2	-3,0	6,4	27,2	16,8	NNO	NO	07,0	07,0	40,0	32,0
10	-2	-6	-4,0	8,0	28,8	18,4	OSO	NO	04,1	04,9	0,4	40,0
11	-8	-4	-6,0	8,0	27,2	17,6	NO	O	03,5	96,4	40,0	1,6
12	-8	-7	-7,5	30,4	17,6	24,0	ONO	O	98,4	00,8	24,0	0,8
13	-10	-7	-8,5	28,8	51,2	40,0	ONO	ONO	05,2	05,5	24,0	0,1
14	-9	-8	-8,5	30,4	14,4	22,4	ONO	O	13,2	18,2	8,0	16,0
15	-8	-9	-8,5	17,6	16,0	16,8	NNO	NO	29,0	28,8	40,0	40,0
16	-8	-9	-8,5	12,8	3,2	8,0	ONO	ONO	28,1	25,9	24,0	40,0
17	-7	-4	-5,5	14,4	22,4	18,4	O	OSO	20,8	14,0	40,0	40,0
18	-2	-3	-2,5	4,8	28,8	16,8	SSO	SSE	09,4	04,3	0,4	32,0
19	-3	-4	-3,5	14,4	44,8	29,6	OSO	SO	02,5	00,6	40,0	1,6
20	-4	-	-4,0	28,8	-	28,8	SO	-	14,3	-	0,8	-

* Il est à noter que la direction du vent est la direction d'où souffle le vent, laquelle est mesurée en dixième de degrés :
N = 36, NNE = 02, NE = 04, ENE = 07, E = 09, ESE = 11, SE = 14, SSE = 16, S = 18, SSO = 20, SO = 22, OSO = 25, O = 27, ONO = 29, NO = 3, NNO = 34

† La pression barométrique a été mesurée à l'aide d'un baromètre anéroïde et réduite au niveau de la mer en millibars et en dixièmes en omettant le 9 ou le 10 initial(p. ex., 997,5 s'écrit 97,5, et 1013,2 = 13,2).

‡ La visibilité horizontale à la hauteur des yeux est la distance maximale (le maximum jusqu'à un point fixe donné = 40 km) visible sur plus de la moitié de l'horizon.

Annexe 3

Comptages journaliers des Marmettes de Brünnich dans douze secteurs d'étude situés le long de la colonie de la Falaise Est, entre 17h et 19h (HNC), 1975-1977*†

	Secteur d'étude											
Date	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
1975 juin												
3	3	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	53	63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	67	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	49	67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	6	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	18	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	35	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	19	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	57	73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	64	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	39	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	59	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	53	95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	58	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	47	45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	52	59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	33	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 3 (suite)

Date	Secteur d'étude											
	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
1975												
juin												
20	82	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	12	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	53	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	72	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	61	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	62	58	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	72	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	58	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	61	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
juillet												
1er	77	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	75	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	71	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	73	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	67	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	76	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	66	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	77	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	76	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	67	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	71	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	73	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	74	95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	76	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	58	67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	85	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	71	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	88	104	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	67	75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	87	98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	72	73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	85	86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	76	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	84	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	75	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	81	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	77	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 3 (suite)

	Secteur d'étude											
Date	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
août												
1er	86	86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	77	92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	77	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	74	97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	78	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	74	86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	83	91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	67	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	77	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	86	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	78	92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	81	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	79	93	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	78	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	73	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	77	75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	84	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	62	72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	75	76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	55	59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	49	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	42	38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	26	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	10	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	10	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	8	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1976												
mai												
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	1	1	0	0	4	0	10	10	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	4	4	6	0	0	11	1	4	4	1	17	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Annexe 3 (suite)

	Secteur d'étude											
Date	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	6	13	12	0	0	9	4	7	1	40	17	0
23	14	25	23	40	8	43	18	85	55	11	51	0
24	17	36	12	28	0	1	8	52	28	1	17	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	26	34	45	50	8	35	41	105	60	17	41	12
27	3	13	32	57	0	46	30	72	36	14	69	0
28	12	5	24	19	1	7	10	44	26	7	13	8
29	16	5	20	5	0	5	7	2	11	3	0	4
30	23	36	42	40	7	51	15	122	70	11	22	19
31	6	0	21	7	1	6	0	50	23	0	0	4
juin												
1er	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	13	19	22	10	5	4	2	24	19	7	36	5
3	60	78	80	115	100	98	112	240	115	50	113	55
4	43	77	41	117	91	116	82	227	106	32	87	75
5	13	1	3	0	1	5	0	0	0	2	0	1
6	45	40	50	68	42	40	31	56	22	24	36	37
7	86	90	87	120	97	110	94	220	118	46	113	98
8	21	36	47	52	39	49	23	52	31	19	22	12
9	57	64	66	67	63	62	52	135	61	16	51	35
10	27	22	32	54	56	31	50	28	41	20	34	31
11	29	22	31	45	18	41	42	34	16	17	53	20
12	64	76	66	114	107	104	101	126	77	52	114	68
13	102	113	100	157	167	141	124	345	166	85	127	110
14	81	65	67	92	106	77	94	196	81	34	82	75
15	67	57	60	68	103	91	84	120	78	34	100	60
16	8	12	23	10	18	15	14	(12)†	16	(5)	12	10
17	50	56	46	77	91	76	78	121	61	37	70	47
18	96	89	87	149	158	107	127	249	139	60	117	112
19	78	85	68	129	145	108	110	119	107	55	101	81
20	52	65	48	67	96	72	84	166	89	33	63	63
21	55	63	43	89	103	90	83	139	66	24	71	64
22	78	75	61	99	117	96	94	197	91	40	84	83
23	70	73	70	98	102	93	85	178	89	38	90	74
24	66	69	61	99	106	77	96	175	79	47	94	67
25	53	55	42	46	72	85	78	142	72	37	84	43
26	73	86	67	112	108	98	97	189	90	43	86	61
27	64	72	56	104	111	93	97	164	78	42	80	58
28	78	87	71	125	147	115	101	220	81	52	107	78
29	66	78	64	121	133	94	98	193	89	52	89	78
30	66	69	63	119	115	95	94	162	94	49	115	77
juillet												
1er	79	87	70	134	173	109	104	219	94	54	106	78
2	(77)	(91)	(73)	(132)	(165)	(107)	(104)	(222)	(97)	(54)	(105)	(82)

Annexe 3 (suite)

Date	Secteur d'étude											
	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
3	74	95	76	130	157	104	105	224	101	54	104	85
4	81	92	76	133	169	101	104	237	99	44	97	87
5	55	67	69	121	123	107	97	172	85	45	107	71
6	83	91	68	136	140	100	90	206	87	41	87	79
7	69	90	65	129	122	107	111	202	87	49	106	82
8	65	82	56	108	131	98	97	168	76	47	106	69
9	63	74	64	122	128	107	100	204	92	53	108	74
10	75	78	67	114	125	99	97	196	87	44	96	74
11	66	75	69	131	147	105	101	208	88	(44)	(97)	85
12	57	65	55	109	(119)	97	88	187	78	44	90	72
13	67	81	71	128	100	111	103	206	90	50	95	75
14	70	92	76	123	104	106	96	226	87	49	95	74
15	71	86	69	117	133	106	99	202	93	(53)	(102)	76
16	74	78	68	121	135	104	99	212	92	52	100	80
17	75	86	74	130	143	106	100	208	92	51	97	78
18	70	80	74	124	145	105	110	186	88	51	106	81
19	70	83	58	138	145	108	102	213	103	(55)	(105)	72
20	88	90	83	144	160	109	101	230	102	55	105	87
21	70	81	77	128	137	105	109	203	89	51	109	74
22	69	77	59	121	140	100	92	210	84	50	99	72
23	68	85	69	111	130	100	99	191	87	52	114	67
24	79	80	78	126	158	116	104	233	84	49	110	79
25	79	88	65	131	126	103	105	216	84	53	98	72
26	79	90	77	136	150	110	108	222	95	54	101	75
27	70	94	75	124	153	109	107	215	96	56	101	85
28	69	84	67	134	126	106	97	212	82	47	93	69
29	(80)	(98)	78	140	180	114	112	231	94	60	110	87
30	70	92	73	129	144	108	107	237	98	57	97	78
31	65	83	77	124	144	92	102	219	86	52	96	73
août												
1er	85	106	81	184	178	124	113	245	102	58	110	86
2	79	85	74	147	147	118	110	216	95	60	115	88
3	70	94	84	146	160	107	107	212	98	52	105	86
4	78	103	92	158	162	111	106	237	101	52	105	87
5	73	89	88	143	(148)	(101)	(97)	209	95	53	94	81
6	75	101	79	156	172	117	102	225	90	57	110	(86)
7	75	(70)	67	128	(149)	(106)	94	243	92	53	106	85
8	85	95	87	167	174	124	114	238	113	67	126	101
9	74	100	77	160	166	120	113	236	94	46	91	85
10	74	86	78	148	(162)	(117)	(110)	239	91	(45)	(89)	90
11	69	90	(69)	(157)	(156)	(118)	(107)	234	95	(62)	(115)	(91)
12	69	78	69	157	156	118	107	238	93	62	115	91
13	86	97	77	158	187	122	110	244	95	56	105	94
14	73	85	82	155	141	105	97	201	87	56	99	92
15	75	89	(80)	(156)	(157)	(113)	(105)	(223)	(91)	(54)	(100)	(92)
16	76	93	78	158	179	122	116	245	95	53	101	92

Annexe 3 (suite)

	Secteur d'étude											
Date	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
17	74	84	73	140	144	112	98	222	92	54	99	77
18	67	82	72	137	164	107	94	224	85	55	109	77
19	62	73	69	143	147	115	85	213	93	52	89	87
20	51	69	60	126	156	120	103	195	78	48	95	88
21	63	72	78	135	157	110	83	209	86	44	88	79
22	13	28	23	48	62	36	33	108	33	27	39	36
23	38	54	55	110	13	63	38	145	59	26	44	53
24	29	40	37	82	34	68	24	140	47	26	54	37
25	(18)	(25)	(37)	(68)	(29)	(45)	(18)	(117)	(40)	(16)	(31)	(35)
26	8	10	38	54	24	22	13	94	33	6	8	34
27	4	3	23	43	12	15	4	86	19	3	7	26
28	3	0	6	13	8	6	3	55	12	3	1	6
29	3	0	11	18	7	5	2	57	10	4	4	7
30	3	0	5	13	6	3	1	39	5	2	1	6
31	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
septembre												
1er	2	0	1	13	7	0	1	17	1	(4)	(6)	4
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	1	0	1	1	2	1	0	3	1	1	0	2
4	1	0	1	1	1	1	0	2	1	0	0	1
5	1	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0	0
6	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
7	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1977												
juin												
2	50	59	53	95	62	102	54	170	104	39	99	65
3	21	20	22	22	3	62	13	24	30	3	14	3
4	22	18	10	6	8	24	2	41	29	1	1	1
5	28	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	38	42	16	52	61	37	28	56	37	15	50	8
7	56	61	43	104	93	81	63	189	106	31	86	-
8	43	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	15	27	8	4	16	12	8	5	0	11	4	1
10	7	1	6	0	1	6	4	0	0	0	0	0
11	42	43	27	27	18	35	9	26	19	8	14	1
12	44	34	13	17	20	50	23	64	53	8	16	1
13	56	58	37	68	50	58	49	167	84	7	53	28
14	18	69	55	84	65	40	70	92	52	23	34	24
15	51	34	30	25	39	35	38	59	29	22	36	27
16	45	50	47	96	109	81	87	144	73	46	82	79
17	45	69	56	77	87	92	80	148	82	21	41	39
18	41	59	43	64	71	47	54	116	56	23	45	27

Annexe 3 (suite)

Date	Secteur d'étude											
	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
19	37	53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	11	-	-	38	-	-	-	37	19	-	-	17
21	34	44	34	78	-	-	-	112	63	36	71	39
22	84	96	75	162	157	102	117	228	103	54	100	95
23	43	65	53	104	96	69	75	185	72	22	54	56
24	54	79	56	111	93	67	73	168	72	28	58	46
25	50	58	65	100	110	83	91	145	66	41	68	66
26	44	55	37	102	109	75	93	141	74	36	85	74
27	12	18	-	-	-	-	-	47	30	-	-	11
28	40	53	62	108	127	88	88	174	76	34	83	64
29	75	99	61	148	-	-	-	227	105	-	-	83
30	64	70	-	-	-	-	-	173	68	-	-	57
juillet												
1er	75	99	74	160	162	97	107	233	104	47	94	83
2	35	49	-	-	-	-	-	146	60	-	-	57
3	58	76	65	110	-	-	-	171	68	-	-	59
4	72	83	66	154	161	118	119	212	92	53	110	81
5	90	105	72	160	169	112	102	253	103	55	115	84
6	62	90	62	142	141	100	113	206	85	46	101	71
7	74	94	65	146	137	86	110	215	87	51	96	75
8	75	100	66	135	153	99	90	220	96	46	97	76
9	56	93	58	139	153	99	113	221	92	49	91	71
10	61	73	57	133	153	97	113	199	78	50	100	71
11	79	86	76	148	163	109	111	223	93	49	102	84
12	88	97	77	155	158	110	124	238	97	50	114	85
13	68	73	62	138	151	115	103	219	82	51	106	71
14	57	76	64	123	151	91	105	203	81	46	101	69
15	84	102	65	150	-	-	-	246	98	51	111	83
16	65	76	58	125	-	-	-	217	81	44	101	67
17	53	-	-	-	-	-	-	194	76	-	-	54
18	90	97	76	165	186	121	114	259	96	65	125	89
19	83	88	70	140	174	115	123	228	86	55	103	92
20	88	111	81	153	160	106	112	249	100	54	109	86
21	83	80	69	146	156	87	99	229	86	52	93	81
22	83	88	66	169	140	112	104	225	86	49	98	83
23	71	97	77	166	169	117	101	240	85	56	101	87
24	98	107	87	157	160	112	108	273	100	54	94	85
25	86	108	87	169	180	116	116	250	96	61	105	85
26	83	100	83	185	195	113	121	263	93	65	123	92
27	80	92	83	154	-	-	-	261	105	63	115	94
28	81	93	74	185	193	125	132	239	87	57	111	80
29	75	95	78	160	197	134	124	262	99	64	129	88
30	97	145	93	185	183	104	112	275	105	57	102	96
31	104	111	83	164	209	136	124	289	110	70	124	96

Annexe 3 (suite)

Date	Secteur d'étude											
	G1	G4	M	N	Q1	Q3	Q4	S1	S2	S3	S4	U
août												
1er	89	104	94	175	208	117	133	288	105	65	128	91
2	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	72
3	74	86	-	-	-	115	115	245	100	-	-	92
4	83	107	81	162	203	108	119	260	118	66	109	99
5	81	110	86	173	223	131	130	279	100	67	118	97
6	98	106	74	170	202	113	113	251	100	56	110	99
7	86	109	82	158	165	112	111	253	101	57	103	86
8	93	119	89	173	190	116	121	270	106	67	124	91
9	94	104	81	165	182	112	109	269	102	62	109	91
10	73	111	77	170	213	120	119	236	103	62	106	86
11	80	106	74	161	197	122	133	250	99	66	113	91
12	82	104	78	186	176	113	119	251	99	59	106	85
13	98	121	83	172	203	130	127	260	94	67	124	93
14	73	89	74	155	193	118	121	244	90	55	116	83
15	60	81	66	150	166	103	103	219	82	57	106	90
16	72	96	88	170	194	113	113	254	103	57	109	99
17	78	87	83	154	179	113	107	221	98	53	105	85
18	74	86	69	143	-	-	-	217	76	50	97	84
19	39	32	-	-	-	-	-	138	47	-	-	62
20	81	98	80	153	180	116	110	244	102	58	95	90
21	71	80	65	145	169	100	107	215	72	50	91	86
22	79	84	55	124	147	90	89	208	75	52	87	75
23	62	76	59	150	148	107	93	225	73	48	92	82
24	71	78	69	126	150	81	87	202	72	43	84	75
25	59	74	65	142	156	92	100	231	71	49	98	80
26	61	76	49	120	129	85	75	183	66	39	64	74
27	46	60	47	92	113	65	70	165	57	38	64	59
28	54	74	67	111	113	73	73	168	61	43	53	57
29	39	43	38	81	80	52	53	140	52	29	55	42
30	28	36	27	65	58	24	22	87	23	22	27	30
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
septembre												
1er	13	19	17	37	12	3	5	50	18	11	6	16
2	5	4	5	12	5	0	2	24	5	5	3	10
3	5	3	6	5	3	0	1	12	3	3	3	7
4	4	3	5	4	3	0	1	9	3	3	3	6
5	4	3	5	4	3	0	1	9	3	3	2	6
6	2	1	4	1	0	0	1	6	1	1	1	5
7	2	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	4
8	1	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	2
9	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1

* Les tirets indiquent qu'il n'y a pas de données.

† Les chiffres entre parenthèses sont interpolés.

Annexe 4

Instructions à l'usage des observateurs du comportement dans les secteurs d'étude G3 et S1

Étapes à suivre*

Instructions générales

1. Installer le téléscope d'observation de façon qu'environ 300 oiseaux soient dans le champ de vision.
2. Observer le champ pendant quelques instants. Déterminer quels oiseaux pourront être observés avec précision, et ne tenir compte que de ceux-là. Ignorer le comportement des autres oiseaux. Ne pas essayer d'observer plus de 250 oiseaux.
3. Au début et à la fin de la période d'observation, relever le nombre d'oiseaux, d'accouplements, de tentatives d'accouplement et de combats, et le nombre d'arrivées et de départs d'oiseaux.
4. Noter toutes les observations par un trait.
5. Si l'accouplement ou la tentative d'accouplement se produit dans les 20 secondes après l'arrivée d'un oiseaux et que le sexe peut être identifié, indiquer ♂ ou ♀ plutôt qu'un trait.
6. Une tentative d'accouplement a lieu lorsque la ♀ refuse de se pencher vers l'avant et essaie plutôt de se lever, en tournant le cou.
7. S'il y a combat à la suite d'une arrivée ou d'une tentative d'accouplement, noter les deux faits.
8. Si l'oiseau s'envole à la suite d'un combat, marquer une + plutôt qu'un trait dans la colonne des départs (ce paramètre n'a pas été relevé en 1976).
9. Noter un seul combat même s'il y a reprise de la lutte entre les mêmes oiseaux, mais indiquer tous les accouplements.
10. Il faut noter un combat lorsque les deux participants se donnent réciproquement plusieurs coups de bec. Ne pas indiquer d'interaction lorsqu'un des oiseaux s'enfuit immédiatement.
11. Indiquer chaque arrivée et chaque départ même s'il s'agit du même oiseau.

Instructions supplémentaires pour les observations en S1

1. Compter le nombre d'oiseaux occupant la zone S1 délimitée sur les photographies.
2. Commencer l'observation à l'heure juste et finir 60 minutes plus tard.
3. Relever ce qui suit:
   a. *Arrivées* -- S'il n'y a pas de cérémonial d'accueil ni d'accouplement, inscrire un seul trait. S'il y a accouplement ou tentative d'accouplement, tracer une +. S'il y a accueil (le cou courbé, les deux partenaires émettent un cri << arr >> et l'oiseau assis se lève), relever l'heure et le numéro de l'oeuf; par exemple, 1705/16.
   b. *Départs* -- Noter chaque départ par un trait. S'il y a départ à la suite d'un combat, tracer une +. Si l'oeuf est laissé sans surveillance, relever l'heure. Dans le cas des oiseaux partant à la suite d'une relève d'incubation, relever l'heure et le numéro de l'oeuf comme pour les arrivées. Le départ des explorateurs n'a été relevé qu'en 1975.
   c. *Accouplements* -- Voir les instructions générales.
   d. *Relèves* -- Lorsqu'il y a relève d'incubation, noter l'heure et le numéro de l'oeuf.

Annexe 4 (suite)

Étapes à suivre*
e. *Ravitaillement* -- Lorsqu'un parent apporte de la nourriture à un oisillon, noter comme une arrivée, mais souligner le numéro de l'oeuf. S'il est possible de distinguer un poisson, mettre un F après le numéro.

* En 1977, les observations étaient enregistrées sur cassettes et transcrites par la suite. En 1976 et 1977, le moment des relèves d'incubation et des départs n'a été relevé que dans un échantillon d'environ 25 sites.

Annexe 5

Coefficients de corrélation des rangs de Spearman pour les variations du nombre d'oiseaux relevés dans tous les sites, toutes les deux heures, le 11 juin 1976, ainsi que la distance entre les secteurs*

Secteur d'étude	Sites dénombrés											
	U	S1	S2	S3	S4	Q1	Q3	Q4	M	N	G1	G4
U		0,85	0,78	0,26	0,83	0,62	0,79	0,70	0,96	0,92	0,87	0,95
S1	230		0,62	0,17	0,98	0,46	0,95	0,58	0,89	0,85	0,94	0,85
S2	230	0		0,67	0,59	0,94	0,60	0,95	0,71	0,89	0,65	0,88
S3	300	110	110		0,12	0,78	0,11	0,79	0,09	0,46	0,14	0,37
S4	300	110	110	0		0,57	0,96	0,69	0,87	0,83	0,99	0,85
Q1	440	220	220	150	150		0,42	0,92	0,49	0,79	0,47	0,77
Q3	410	190	190	110	110	50		0,53	0,85	0,83	0,97	0,83
Q4	440	220	220	150	150	20	30		0,61	0,82	0,57	0,79
M	780	550	550	480	480	340	330	340		0,88	0,91	0,88
N	730	500	500	440	440	300	370	300	50		0,87	0,97
G1	1950	1720	1720	1640	1640	1500	1530	1500	1170	1220		0,89
G4	1950	1720	1720	1640	1640	1500	1530	1500	1170	1220	20	

* Moitié du haut : coefficients de corrélation des rangs de Spearman (r_s).
Moitié du bas : distance entre les secteurs, en mètres.

Annexe 6

Coefficients de corrélation des rangs de Spearman pour les variations du nombre d'oiseaux relevés dans tous les sites, toutes les deux heures, le 11 juillet 1976

Secteur d'étude	Secteurs dénombrés										
	U	S1	S2	S3	S4	Q1	Q3	Q4	M	N	G1	G4
U		0,30	0,26	0,42	0,12	0,65	0,24	0,57	0,86	0,43	0,62	0,52
S1			0,48	0,90	0,22	0,38	0,16	0,03	0,17	0,48	0,45	0,13
S2				0,34	0,55	0,27	-0,59	-0,34	-0,14	0,77	0,33	-0,25
S3					-0,02	0,59	0,30	0,29	0,44	0,51	0,53	0,07
S4						0,27	-0,39	-0,58	-0,20	0,23	-0,17	-0,14
Q1							0,21	0,31	0,60	0,61	0,33	-0,04
Q3								0,55	0,77	-0,35	0,41	0,62
Q4									0,76	0,07	0,33	0,40
M										0,15	0,66	0,62
N											0,44	-0,25
G1												0,56
G4												

Annexe 7

Détails des comptages d'oiseaux et des facteurs de conversion (k) utilisés pour évaluer la dimension de la population reproductrice de Marmettes de Brünnich, sur l'Île Prince-Léopold, en 1975*

Secteur de la falaise	Date du recensement	Nombre d'oiseaux	Rapport k	Nombre de couples reproducteurs	
				Sous-total	Total
Colonie de la Falaise Est					
De la pointe	12 août	9 000	0,76	6 840	6 840
sud à E	5 août	24 877	0,73	18 160	
	5 août	3 127	0,74	2 314	
	5 août	4 954	0,73	3 616	24 090
I à P	9 août	10 800	0,74	7 992	
	10 août	2 946	0,78	2 298	10 290
P à S	6 août	6 958	0,75	5 218	
	14 août	9 300	0,77	7 161	12 379
S à Z	12 août	4 800	0,76	3 648	
	14 août	8 595	0,77	6 618	10 266
Total (Falaise Est)		85 357			63 865
Colonie de la Flèche Nord					
Total (Flèche Nord)	12 août	8 600	0,77	6 536	6 536
Total (toute l'île)		93 957			70 401

* Les comptages des 12 et 14 août 1975 ont été faits sur photographie ; tous les autres ont été faits par observation directe.

Annexe 8

Détails des comptages d'oiseaux et des facteurs de conversion (k) utilisés pour évaluer la dimension de la population reproductrice de Marmettes de Brünnich, sur l'île Prince-Léopold, en 1976 et 1977*

Secteur de la falaise	Date du recensement	Nombre d'oiseaux	Rapport k	Nombre de couples reproducteurs	
				Sous-total	Total
Colonie de la Falaise Est					
De la pointe sud à E	21 juillet 1976	18 614	0,667	12 417	
	13 juillet 1977	3 556	0,790	2 808	15 225
E à I	21 juillet 1976	750	0,667	500	
	8 juillet 1977	3 670	0,766	2 811	
	16 juillet 1977	6 467	0,820	5 303	
	19 juillet 1977	5 993	0,700	4 195	
	21 juillet 1977	11 893	0,745	8 860	
	26 juillet 1977	3 496	0,625	2 185	23 854
I à P	21 juillet 1976	12 260	0,667	8 177	8 177
P à S	21 juillet 1976	2 000	0,667	1 333	
	8 juillet 1977	9 284	0,766	7 110	
	12 juillet 1977	2 244	0,689	1 546	
	19 juillet 1977	5 562	0,700	3 898	13 887
S à Z	21 juillet 1976	10 697	0,667	7 135	
	9 juillet 1977	3 786	0,769	2 911	10 046
Total (Falaise Est)		100 292			71 189
Colonie de la Flèche Nord					
Total (Flèche Nord)	21 juillet 1976	19 629	0,667		15 114
Total (toute l'île)		119 901			86 303

* Les comptages du 21 juillet 1976 et du 13 juillet 1977 ont été effectués sur photographie ; tous les autres ont été faits par observation directe.

Annexe 9

Données sur la performance reproductrice des Marmettes de Brünnich dans sept secteurs d'étude situés le long de la colonie de la Falaise Est, 1975-1977 (L = jour de la ponte de l'oeuf, H = jour de l'éclosion, F = jour de l'envol; les dates sont indiquées comme suit : jour 1 = 1er juin, 26 = 26 juin, 58 = 28 juillet, etc.)*

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
Secteur G1																		
1	23	-	-	-	-	-	30	63	84	-	-	-	28	61	-	-	-	-
2	24	-	-	?	85	-	?	57	78	-	-	-	21	54	75	-	-	-
3	29	-	-	-	-	-	27	-	-	-	-	-	29	61	81	-	-	-
4	?	56	77	-	-	-	?	57	78	-	-	-	?	64	84	-	-	-
5	?	58	82	-	-	-	?	62	79	-	-	-	?	68	84	-	-	-
6	?	-	-	-	-	-	27	57	76	-	-	-	27	62	84	-	-	-
7	26	58	82	-	-	-	23	57	-	-	-	-	24	56	75	-	-	-
8	?	62	82	-	-	-	22	57	79	-	-	-	?	67	88	-	-	-
9	?	58	82	-	-	-	21	53	74	-	-	-	28	58	78	-	-	-
10	?	?	80	-	-	-	22	55	76	-	-	-	57	-	-	-	-	-
11	?	58	85	-	-	-	20	51	74	-	-	-	25	56	78	-	-	-
12	25	56	80	-	-	-	23	57	79	-	-	-	?	60	78	-	-	-
13	?	60	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	31	-	-	-	-	-	27	58	78	-	-	-	47	79	98	-	-	-
15	23	55	77	-	-	-	26	58	79	-	-	-	28	60	81	-	-	-
16	30	?	79	-	-	-	21	53	74	-	-	-	24	55	75	-	-	-
17	26	58	78	-	-	-	?	58	74	-	-	-	25	57	75	-	-	-
18	?	?	92	-	-	-	21	62	79	-	-	-	?	-	-	?	?	103
19	?	?	77	-	-	-	?	62	79	-	-	-	?	70	88	-	-	-
20	25	58	77	-	-	-	27	63	79	-	-	-	?	66	84	-	-	-
21	?	?	84	-	-	-	23	55	78	-	-	-	?	67	82	-	-	-
22	?	58	82	-	-	-	27	57	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
23	?	58	79	-	-	-	?	54	78	-	-	-	24	55	79	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	?	66	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	50	?	92	-	-	-	37	-	-	-	-	-	34	66	88	-	-	-
27	?	61	82	-	-	-	30	63	84	-	-	-	?	64	85	-	-	-
28	?	62	84	-	-	-	?	62	84	-	-	-	34	65	84	-	-	-
29	?	62	85	-	-	-	28	62	84	-	-	-	39	68	94	-	-	-
30	45	?	94	-	-	-	?	74	95	-	-	-	?	70	93	-	-	-
31	50	?	94	-	-	-	48	-	-	-	-	-	39	71	93	-	-	-
32	25	56	78	-	-	-	25	57	79	-	-	-	44	74	98	-	-	-
33	25	?	77	-	-	-	?	62	80	-	-	-	31	64	83	-	-	-
34	25	58	77	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	61	84	-	-	-
35	?	60	82	-	-	-	37	60	79	-	-	-	?	65	84	-	-	-
36	28	60	84	-	-	-	25	58	80	-	-	-	?	61	84	-	-	-
37	25	58	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38	?	63	87	-	-	-	30	62	79	-	-	-	39	68	88	-	-	-
39	?	60	84	-	-	-	29	62	81	-	-	-	42	-	-	-	-	-
40	27	60	82	-	-	-	26	58	80	-	-	-	42	-	-	-	-	-
41	30	62	82	-	-	-	?	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42	31	-	-	-	-	-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43	?	?	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44	25	60	78	-	-	-	26	58	79	-	-	-	?	64	85	-	-	-
45	?	?	86	-	-	-	?	58	79	-	-	-	?	65	88	-	-	-
46	?	?	79	-	-	-	?	58	79	-	-	-	?	?	?	-	-	-
47	25	56	77	-	-	-	26	57	79	-	-	-	25	-	-	43	-	-
48	?	58	77	-	-	-	?	50	74	-	-	-	27	58	79	-	-	-
49	29	60	82	-	-	-	?	58	79	-	-	-	26	-	-	?	?	94
50	?	60	78	-	-	-	23	55	76	-	-	-	29	57	78	-	-	-
51	?	79	96	-	-	-	28	-	-	48	68	94	33	64	84	-	-	-
52	28	61	82	-	-	-	?	53	76	-	-	-	44	76	94	-	-	-
54	-	-	-	-	-	-	?	56	79	-	-	-	31	62	85	-	-	-
55	?	73	92	-	-	-	28	58	79	-	-	-	29	62	83	-	-	-
62	-	-	-	-	-	-	?	-	-	43	-	-	31	66	84	-	-	-
64	-	-	-	-	-	-	?	62	81	-	-	-	?	65	100	-	-	-
65	?	62	85	-	-	-	?	62	81	-	-	-	43	74	93	-	-	-
68	-	-	-	-	-	-	43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
71	-	-	-	-	-	-	?	81	99	-	-	-	-	-	-	-	-	-
72	?	58	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	62	84	-	-	-
74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43	?	94	-	-	-
85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
Secteur G4																		
1	25	60	82	-	-	-	?	54	79	-	-	-	29	-	-	-	-	-
2	29	-	-	-	-	-	?	57	79	-	-	-	?	59	79	-	-	-
3	?	55	73	-	-	-	?	58	75	-	-	-	?	58	78	-	-	-
4	?	62	82	-	-	-	?	54	79	-	-	-	?	56	78	-	-	-
5	?	61	82	-	-	-	28	65	81	-	-	-	30	61	82	-	-	-
6	?	62	86	-	-	-	31	63	83	-	-	-	33	65	84	-	-	-
7	?	62	77	-	-	-	31	54	78	-	-	-	26	56	77	-	-	-
8	26	56	77	-	-	-	28	53	74	-	-	-	26	59	78	-	-	-
9	?	58	77	-	-	-	23	64	-	-	-	-	44	75	94	-	-	-
10	?	?	87	-	-	-	?	55	79	-	-	-	25	58	78	-	-	-
11	23	55	73	-	-	-	?	50	70	-	-	-	?	60	82	-	-	-
12	?	-	-	-	-	-	25	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
13	?	58	77	-	-	-	?	58	81	-	-	-	?	68	89	-	-	-
14	?	56	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	84	-	-	-	-
15	23	-	-	38	71	88	-	-	-	-	-	-	31	-	-	?	-	-
16	?	58	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	51	-	-	-	-	-
17	27	-	-	-	-	-	29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	25	55	74	-	-	-	22	50	71	-	-	-	?	60	79	-	-	-
19	?	56	?	-	-	-	?	?	-	-	-	-	?	60	-	-	-	-
20	?	60	79	-	-	-	?	62	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	-	30	58	84	-	-	-	33	-	-	-	-	-
22	?	60	84	-	-	-	29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	?	?	82	-	-	-	?	57	82	-	-	-	41	-	-	-	-	-
24	?	?	77	-	-	-	?	57	79	-	-	-	29	-	-	44	-	-
25	?	56	73	-	-	-	23	53	79	-	-	-	?	57	79	-	-	-
26	26	?	77	-	-	-	28	53	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	26	58	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-	29	61	79	-	-	-
29	?	58	77	-	-	-	?	64	82	-	-	-	?	66	85	-	-	-
30	?	60	77	-	-	-	?	55	74	-	-	-	26	-	-	65	-	-
31	?	?	94	-	-	-	39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	28	?	79	-	-	-	29	57	76	-	-	-	?	58	78	-	-	-
33	?	-	-	-	-	-	22	53	75	-	-	-	39	-	-	-	-	-
34	26	56	79	-	-	-	24	57	79	-	-	-	24	57	82	-	-	-
35	29	61	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	26	56	77	-	-	-	21	50	69	-	-	-	29	-	-	-	-	-
37	25	56	77	-	-	-	?	57	82	-	-	-	29	61	82	-	-	-
38	?	?	77	-	-	-	26	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39	25	58	77	-	-	-	24	57	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40	29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41	23	55	74	-	-	-	22	-	-	-	-	-	21	53	75	-	-	-
42	?	62	79	-	-	-	45	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
43	?	-	-	-	-	-	?	66	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-
44	?	62	80	-	-	-	?	67	-	-	-	-	23	55	78	-	-	-
45	29	-	-	-	-	-	53	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
46	?	61	84	-	-	-	26	58	83	-	-	-	30	61	82	-	-	-
47	?	67	-	-	-	-	27	55	79	-	-	-	29	61	-	-	-	-
48	?	61	84	-	-	-	37	-	-	-	-	-	31	66	88	-	-	-
49	?	57	78	-	-	-	33	63	82	-	-	-	32	65	84	-	-	-
50	?	62	80	-	-	-	?	-	-	-	-	-	59	-	-	-	-	-
51	25	56	78	-	-	-	?	69	-	-	-	-	28	60	82	-	-	-
52	?	-	-	-	-	-	30	-	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-
53	27	-	94	-	-	-	23	55	79	-	-	-	31	64	84	-	-	-
54	25	-	-	-	-	-	?	62	81	-	-	-	?	-	-	-	-	-
55	-	-	-	-	-	-	?	?	77	-	-	-	29	-	-	-	-	-
56	-	-	-	-	-	-	?	61	79	-	-	-	31	64	84	-	-	-
57	29	60	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-	31	-	-	-	-	-
58	?	?	79	-	-	-	?	53	81	-	-	-	?	67	88	-	-	-
59	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
60	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	58	-	-	-	-
61	27	-	-	-	-	-	?	67	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-
62	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	51	83	-	-	-	-
63	-	-	-	-	-	-	?	54	76	-	-	-	?	62	84	-	-	-
64	-	-	-	-	-	-	?	73	89	-	-	-	26	-	-	?	75	94
65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
66	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
67	-	-	-	-	-	-	34	67	82	-	-	-	?	70	93	-	-	-
68	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	37	68	85	-	-	-
70	-	-	-	-	-	-	39	-	-	-	-	-	?	68	88	-	-	-
72	-	-	-	-	-	-	?	69	87	-	-	-	36	69	92	-	-	-
75	-	-	-	-	-	-	46	-	-	-	-	-	42	-	-	-	-	-
77	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
79	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33	66	86	-	-	-
82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	71	91	-	-	-
83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	60	83	-	-	-
87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	-	-	-	-	-
89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-
93	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	69	88	-	-	-
94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
Secteur N																		
1	?	63	84	-	-	-	?	58	82	-	-	-	?	68	89	-	-	-
2	?	-	-	?	-	-	?	61	82	-	-	-	?	62	84	-	-	-
3	?	-	-	?	81	?	?	61	89	-	-	-	?	60	82	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	27	61	80	-	-	-	25	56	88	-	-	-	?	60	84	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	?	62	82	-	-	-	26	57	80	-	-	-	?	62	82	-	-	-
8	?	-	-	-	-	-	?	61	82	-	-	-	35	66	85	-	-	-
9	28	62	81	-	-	-	?	53	77	-	-	-	?	51	-	-	-	-
10	29	62	79	-	-	-	?	58	77	-	-	-	35	65	84	-	-	-
11	?	64	-	-	-	-	?	58	77	-	-	-	?	66	84	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	?	62	81	-	-	-	24	61	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	?	65	87	-	-	-	?	58	82	-	-	-	30	62	82	-	-	-
16	?	?	87	-	-	-	?	?	83	-	-	-	?	67	88	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	?	61	81	-	-	-	?	74	94	-	-	-
18	27	62	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-	30	?	84	-	-	-
19	?	58	79	-	-	-	?	56	78	-	-	-	35	67	84	-	-	-
20	-	-	-	-	-	-	38	-	-	-	-	-	?	69	90	-	-	-
21	27	62	79	-	-	-	25	57	78	-	-	-	?	59	84	-	-	-
22	?	67	87	-	-	-	30	?	82	-	-	-	30	62	82	-	-	-
23	?	65	87	-	-	-	25	56	78	-	-	-	30	?	84	-	-	-
24	?	-	-	-	-	-	?	56	-	-	-	-	?	81	98	-	-	-
25	25	58	83	-	-	-	27	?	83	-	-	-	?	?	84	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	?	84	-	-	-
27	?	64	82	-	-	-	?	61	83	-	-	-	?	?	84	-	-	-
28	29	59	82	-	-	-	?	-	-	48	72	-	?	?	84	-	-	-
29	?	65	86	-	-	-	?	?	89	-	-	-	?	69	89	-	-	-
30	28	62	81	-	-	-	?	58	82	-	-	-	?	66	85	-	-	-
31	29	62	83	-	-	-	?	58	82	-	-	-	?	?	84	-	-	-
32	26	56	77	-	-	-	?	55	78	-	-	-	?	59	82	-	-	-
33	?	64	84	-	-	-	30	?	84	-	-	-	?	67	88	-	-	-
34	?	56	-	-	-	-	?	61	83	-	-	-	?	-	-	-	-	-
35	28	58	77	-	-	-	?	55	79	-	-	-	?	61	-	-	-	-
36	?	58	79	-	-	-	26	51	82	-	-	-	?	?	84	-	-	-
37	?	58	78	-	-	-	?	51	78	-	-	-	?	-	-	-	-	-
38	25	59	77	-	-	-	?	61	83	-	-	-	?	66	84	-	-	-
39	28	?	?	-	-	-	27	61	82	-	-	-	?	?	-	-	-	-
40	26	58	77	-	-	-	?	58	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-
41	26	-	-	-	-	-	27	-	-	?	82	100	?	74	94	-	-	-
42	?	-	-	-	-	-	31	68	87	-	-	-	?	68	88	-	-	-
44	?	64	87	-	-	-	?	61	84	-	-	-	?	67	89	-	-	-
45	26	56	77	-	-	-	?	51	74	-	-	-	?	65	88	-	-	-
46	?	56	77	-	-	-	?	57	78	-	-	-	?	65	82	-	-	-
47	26	58	84	-	-	-	?	56	77	-	-	-	?	60	82	-	-	-
48	26	56	78	-	-	-	?	58	78	-	-	-	?	61	82	-	-	-
49	?	55	77	-	-	-	?	55	77	-	-	-	?	66	84	-	-	-
50	?	56	74	-	-	-	23	56	81	-	-	-	?	60	84	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
51	?	58	77	-	-	-	?	57	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
52	28	?	83	-	-	-	25	53	75	-	-	-	?	58	82	-	-	-
53	?	?	87	-	-	-	?	?	87	-	-	-	?	?	84	-	-	-
54	26	59	83	-	-	-	?	54	80	-	-	-	?	69	88	-	-	-
55	?	62	84	-	-	-	?	56	83	-	-	-	?	66	88	-	-	-
56	28	59	82	-	-	-	?	61	80	-	-	-	?	-	-	-	-	-
57	?	64	87	-	-	-	?	68	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-
58	?	67	91	-	-	-	?	61	89	-	-	-	?	69	90	-	-	-
59	-	-	-	-	-	-	18	61	83	-	-	-	?	66	88	-	-	-
60	?	64	84	-	-	-	?	56	79	-	-	-	?	61	84	-	-	-
61	25	58	77	-	-	-	27	61	77	-	-	-	?	66	82	-	-	-
62	-	-	-	-	-	-	?	61	-	-	-	-	?	?	84	-	-	-
63	?	62	81	-	-	-	?	58	80	-	-	-	?	62	84	-	-	-
64	?	62	81	-	-	-	?	58	79	-	-	-	?	59	82	-	-	-
65	26	58	82	-	-	-	?	61	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-
66	?	65	87	-	-	-	?	59	82	-	-	-	30	?	84	-	-	-
67	?	-	-	?	62	85	?	61	82	-	-	-	?	61	82	-	-	-
68	26	59	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
69	?	62	83	-	-	-	27	61	82	-	-	-	?	65	84	-	-	-
70	25	56	77	-	-	-	?	68	89	-	-	-	?	61	84	-	-	-
71	-	-	-	-	-	-	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
72	?	-	-	-	-	-	?	61	80	-	-	-	?	61	82	-	-	-
73	-	-	-	-	-	-	?	61	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
74	?	67	84	-	-	-	?	61	91	-	-	-	?	70	89	-	-	-
75	?	56	-	-	-	-	?	61	91	-	-	-	?	68	89	-	-	-
76	?	67	82	-	-	-	?	58	82	-	-	-	?	68	89	-	-	-
77	?	56	-	-	-	-	37	61	89	-	-	-	?	76	94	-	-	-
78	?	63	85	-	-	-	?	?	82	-	-	-	37	68	84	-	-	-
79	?	-	-	-	-	-	?	61	83	-	-	-	?	67	89	-	-	-
80	-	-	-	-	-	-	34	?	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-
81	?	73	91	-	-	-	?	72	90	-	-	-	?	66	88	-	-	-
82	27	58	78	-	-	-	?	70	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-
83	-	-	-	-	-	-	?	58	78	-	-	-	?	59	82	-	-	-
84	-	-	-	-	-	-	34	-	-	53	-	-	-	-	-	-	-	-
85	-	-	-	-	-	-	?	72	89	-	-	-	36	68	88	-	-	-
86	?	63	87	-	-	-	?	56	73	-	-	-	?	65	84	-	-	-
87	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
88	?	67	87	-	-	-	?	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
89	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
90	?	62	82	-	-	-	?	53	77	-	-	-	25	61	84	-	-	-
91	?	?	87	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
93	-	-	-	-	-	-	?	56	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
95	?	-	-	-	-	-	?	61	84	-	-	-	?	67	88	-	-	-
96	?	59	79	-	-	-	?	58	82	-	-	-	?	65	84	-	-	-
97	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
98	?	62	84	-	-	-	48	80	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-
99	-	-	-	-	-	-	?	68	-	-	-	-	?	67	85	-	-	-
103	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	74	-	-	-	-
104	-	-	-	-	-	-	?	-	87	-	-	-	46	?	98	-	-	-
105	-	-	-	-	-	-	?	72	-	-	-	-	?	76	94	-	-	-
106	-	-	-	-	-	-	?	68	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-
107	?	62	87	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
108	28	58	82	-	-	-	?	58	76	-	-	-	?	56	75	-	-	-
109	?	64	86	-	-	-	?	72	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
110	-	-	-	-	-	-	?	74	94	-	-	-	?	68	89	-	-	-
111	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
116	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
117	26	59	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
118	29	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
121	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
122	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	59	83	-	-	-
125	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	81	98	-	-	-
126	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	68	88	-	-	-
127	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	62	84	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
Secteur Q1																		
1	24	-	-	-	-	-	22	-	-	36	65	84	?	-	-	-	-	-
2	28	60	79	-	-	-	?	73	-	-	-	-	?	61	82	-	-	-
3	?	60	82	-	-	-	32	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
4	?	60	-	-	-	-	25	-	-	-	-	-	?	70	90	-	-	-
5	?	67	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	66	83	-	-	-
6	?	?	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	26	57	77	-	-	-	?	56	79	-	-	-	?	76	-	-	-	-
8	?	67	83	-	-	-	26	73	-	-	-	-	?	61	81	-	-	-
9	23	55	75	-	-	-	?	63	81	-	-	-	?	62	82	-	-	-
10	28	61	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	60	85	-	-	-
11	?	61	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	60	88	-	-	-
12	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	29	-	-	?	76	-	?	?	84	-	-	-	?	61	84	-	-	-
14	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	?	71	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	65	84	-	-	-
16	25	57	77	-	-	-	?	-	-	42	80	-	37	68	89	-	-	-
17	?	65	88	-	-	-	28	-	-	-	-	-	?	58	-	-	-	-
18	?	65	87	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	61	85	-	-	-
19	?	67	87	-	-	-	37	-	-	-	-	-	?	67	85	-	-	-
20	?	-	-	-	-	-	32	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
21	28	-	-	?	76	-	-	-	-	-	-	-	?	79	93	-	-	-
22	28	61	84	-	-	-	32	-	-	?	80	-	?	68	83	-	-	-
23	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	69	84	-	-	-
24	26	-	-	-	-	-	22	-	-	-	-	-	24	-	-	-	-	-
25	?	67	-	-	-	-	32	-	-	-	-	-	35	68	88	-	-	-
26	?	67	84	-	-	-	29	?	80	-	-	-	?	72	89	-	-	-
27	?	64	86	-	-	-	26	-	-	-	-	-	?	60	84	-	-	-
28	?	61	84	-	-	-	35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	?	64	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	?	71	92
30	?	61	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	68	-	-	-	-
31	?	61	81	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	67	85	-	-	-
32	?	67	83	-	-	-	32	-	-	-	-	-	?	67	85	-	-	-
33	?	59	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	68	89	-	-	-
35	?	67	-	-	-	-	28	69	-	-	-	-	?	79	99	-	-	-
36	26	57	77	-	-	-	32	69	-	-	-	-	?	65	84	-	-	-
37	?	67	?	-	-	-	30	63	83	-	-	-	?	65	82	-	-	-
38	?	?	79	-	-	-	?	63	83	-	-	-	?	69	88	-	-	-
39	?	59	88	-	-	-	32	?	84	-	-	-	?	68	85	-	-	-
40	?	61	77	-	-	-	?	?	84	-	-	-	26	61	82	-	-	-
41	?	61	81	-	-	-	?	?	82	-	-	-	?	68	88	-	-	-
42	?	61	77	-	-	-	28	69	-	-	-	-	?	65	84	-	-	-
43	?	61	85	-	-	-	29	63	83	-	-	-	?	60	82	-	-	-
44	?	64	82	-	-	-	26	-	-	-	-	-	?	61	82	-	-	-
45	27	61	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	65	82	-	-	-
46	?	65	86	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
47	23	55	74	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	60	78	-	-	-
48	?	67	-	-	-	-	52	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49	28	57	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50	?	61	84	-	-	-	22	-	-	-	-	-	44	74	93	-	-	-
51	?	-	-	?	78	-	32	-	-	-	-	-	39	-	-	-	-	-
52	?	64	83	-	-	-	?	69	-	-	-	-	?	66	-	-	-	-
53	28	61	77	-	-	-	?	69	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
54	?	61	82	-	-	-	30	63	82	-	-	-	?	65	84	-	-	-
55	?	61	79	-	-	-	25	-	-	-	-	-	?	61	81	-	-	-
56	?	65	-	-	-	-	29	-	-	36	-	-	40	72	90	-	-	-
57	?	61	77	-	-	-	29	-	-	56	-	-	?	64	88	-	-	-
58	?	59	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
59	?	61	?	-	-	-	?	67	84	-	-	-	?	66	88	-	-	-
60	?	64	85	-	-	-	36	67	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-
61	?	61	81	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
62	27	61	82	-	-	-	22	-	-	?	72	-	-	-	-	-	-	-
63	?	61	78	-	-	-	?	?	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
64	?	61	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	65	84	-	-	-
65	?	61	87	-	-	-	?	73	-	-	-	-	?	67	85	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
66	?	67	87	-	-	-	?	-	-	63	-	-	?	65	84	-	-	-
67	-	-	-	-	-	-	?	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
68	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
69	27	?	83	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
70	?	57	77	-	-	-	25	56	77	-	-	-	?	56	78	-	-	-
71	27	-	-	?	73	-	?	74	94	-	-	-	24	56	75	-	-	-
72	?	61	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
73	?	67	84	-	-	-	?	57	81	-	-	-	?	67	-	-	-	-
74	26	57	78	-	-	-	?	57	79	-	-	-	?	58	79	-	-	-
75	-	-	-	-	-	-	36	-	-	?	73	94	?	-	-	-	-	-
76	?	61	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
77	-	-	-	-	-	-	?	69	-	-	-	-	28	-	-	-	-	-
78	28	60	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	?	?	-
79	?	67	?	-	-	-	22	52	74	-	-	-	?	64	81	-	-	-
80	?	67	87	-	-	-	?	55	78	-	-	-	?	69	89	-	-	-
81	?	65	83	-	-	-	?	57	81	-	-	-	?	-	-	-	-	-
83	?	65	82	-	-	-	26	53	82	-	-	-	?	68	84	-	-	-
84	28	61	78	-	-	-	?	56	78	-	-	-	39	71	93	-	-	-
86	26	?	79	-	-	-	22	-	-	36	-	-	?	60	84	-	-	-
87	29	61	78	-	-	-	?	65	-	-	-	-	?	68	85	-	-	-
88	?	73	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-
89	25	57	77	-	-	-	29	53	83	-	-	-	?	62	82	-	-	-
91	-	-	-	-	-	-	?	59	77	-	-	-	?	61	82	-	-	-
92	-	-	-	-	-	-	28	67	84	-	-	-	28	-	-	-	-	-
93	28	-	-	-	-	-	?	62	87	-	-	-	?	64	84	-	-	-
94	?	?	92	-	-	-	?	65	84	-	-	-	?	69	89	-	-	-
95	?	?	81	-	-	-	?	57	82	-	-	-	?	64	84	-	-	-
96	?	64	83	-	-	-	29	57	82	-	-	-	?	64	84	-	-	-
97	?	59	83	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-
98	?	61	77	-	-	-	?	-	-	?	77	99	?	69	84	-	-	-
99	?	61	77	-	-	-	?	56	80	-	-	-	?	65	-	-	-	-
100	25	57	78	-	-	-	?	65	85	-	-	-	?	-	-	-	-	-
101	?	-	-	-	-	-	32	62	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-
102	?	61	81	-	-	-	?	53	79	-	-	-	?	68	85	-	-	-
103	24	55	77	-	-	-	22	-	-	-	-	-	?	72	89	-	-	-
104	-	-	-	-	-	-	?	-	-	?	74	-	37	68	89	-	-	-
105	-	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-	?	69	84	-	-	-
106	-	-	-	-	-	-	35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
109	-	-	-	-	-	-	?	56	77	-	-	-	?	61	78	-	-	-
110	-	-	-	-	-	-	46	79	-	-	-	-	?	70	92	-	-	-
111	?	67	87	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	72	91	-	-	-
113	-	-	-	-	-	-	?	?	84	-	-	-	37	-	-	-	-	-
115	?	73	-	-	-	-	?	63	82	-	-	-	?	70	?	-	-	-
116	-	-	-	-	-	-	?	63	84	-	-	-	?	73	90	-	-	-
117	-	-	-	-	-	-	?	?	87	-	-	-	?	61	83	-	-	-
118	-	-	-	-	-	-	?	?	84	-	-	-	?	68	88	-	-	-
119	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	62	82	-	-	-
120	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
122	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	65	84	-	-	-
123	28	-	-	-	-	-	?	58	79	-	-	-	39	72	89	-	-	-
124	26	59	77	-	-	-	?	56	?	-	-	-	?	-	-	-	-	-
126	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
127	26	61	78	-	-	-	?	88	-	-	-	-	27	-	-	?	-	-
129	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
130	-	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
131	-	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
132	?	64	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	71	93	-	-	-
133	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
140	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
143	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42	83	?	-	-	-
145	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
148	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
149	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
Secteur Q4																		
1	-	-	-	-	-	-	28	57	81	-	-	-	?	64	84	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	23	57	-	-	-	-	?	60	82	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	23	-	-	55	-	-	?	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	?	57	77	-	-	-	?	60	82	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	65	88	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	?	54	83	-	-	-	35	67	89	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	?	65	83	-	-	-	35	-	-	51	73	91
9	-	-	-	-	-	-	26	57	82	-	-	-	?	64	88	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	?	67	84	-	-	-	?	65	84	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	24	57	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	?	65	87	-	-	-	?	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	?	63	82	-	-	-	?	64	85	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	?	?	82	-	-	-	?	66	88	-	-	-
15	-	-	-	-	-	-	?	67	84	-	-	-	?	64	84	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	27	?	82	-	-	-	?	65	84	-	-	-
19	-	-	-	-	-	-	27	69	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-
20	-	-	-	-	-	-	?	57	79	-	-	-	?	62	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	-	25	56	84	-	-	-	?	66	86	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	64	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	1	72	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-
25	-	-	-	-	-	-	22	-	-	45	-	-	44	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	?	?	79	-	-	-	?	58	81	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	?	56	78	-	-	-	?	57	81	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	?	52	74	-	-	-	?	58	78	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	?	67	85	-	-	-	24	59	82	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	26	54	79	-	-	-	?	57	82	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	?	?	84	-	-	-	?	60	84	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	25	57	80	-	-	-	?	64	84	-	-	-
33	-	-	-	-	-	-	32	69	-	-	-	-	?	60	82	-	-	-
34	-	-	-	-	-	-	?	56	79	-	-	-	?	64	84	-	-	-
35	-	-	-	-	-	-	?	56	81	-	-	-	?	60	84	-	-	-
36	-	-	-	-	-	-	?	56	77	-	-	-	?	64	84	-	-	-
37	-	-	-	-	-	-	?	69	-	-	-	-	?	67	84	-	-	-
38	-	-	-	-	-	-	?	56	79	-	-	-	28	59	82	-	-	-
39	-	-	-	-	-	-	?	72	89	-	-	-	?	61	84	-	-	-
40	-	-	-	-	-	-	?	?	83	-	-	-	?	59	82	-	-	-
41	-	-	-	-	-	-	?	72	-	-	-	-	28	59	82	-	-	-
42	-	-	-	-	-	-	22	56	77	-	-	-	?	-	-	-	-	-
43	-	-	-	-	-	-	26	-	-	-	-	-	44	-	-	-	-	-
44	-	-	-	-	-	-	?	?	79	-	-	-	?	59	78	-	-	-
45	-	-	-	-	-	-	?	56	74	-	-	-	?	60	81	-	-	-
46	-	-	-	-	-	-	?	57	77	-	-	-	?	62	82	-	-	-
47	-	-	-	-	-	-	?	57	77	-	-	-	?	61	82	-	-	-
48	-	-	-	-	-	-	27	63	-	-	-	-	28	61	82	-	-	-
49	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	69	89	-	-	-
50	-	-	-	-	-	-	?	56	77	-	-	-	?	61	84	-	-	-
51	-	-	-	-	-	-	26	?	79	-	-	-	35	68	88	-	-	-
52	-	-	-	-	-	-	?	67	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
53	-	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
54	-	-	-	-	-	-	?	?	82	-	-	-	?	62	84	-	-	-
55	-	-	-	-	-	-	23	?	79	-	-	-	?	71	88	-	-	-
57	-	-	-	-	-	-	29	?	88	-	-	-	?	64	85	-	-	-
58	-	-	-	-	-	-	29	-	-	46	81	-	?	66	85	-	-	-
59	-	-	-	-	-	-	?	54	78	-	-	-	?	-	-	-	-	-
60	-	-	-	-	-	-	?	?	79	-	-	-	?	62	84	-	-	-
61	-	-	-	-	-	-	?	57	77	-	-	-	?	61	82	-	-	-
62	-	-	-	-	-	-	23	54	77	-	-	-	?	77	93	-	-	-
63	-	-	-	-	-	-	?	52	77	-	-	-	?	56	78	-	-	-
64	-	-	-	-	-	-	?	57	83	-	-	-	36	66	84	-	-	-
66	-	-	-	-	-	-	37	67	-	-	-	-	31	-	-	-	-	-
67	-	-	-	-	-	-	27	67	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
68	-	-	-	-	-	-	?	55	81	-	-	-	36	66	84	-	-	-
69	-	-	-	-	-	-	?	56	74	-	-	-	?	60	82	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
70	-	-	-	-	-	-	?	?	-	-	-	-	?	58	78	-	-	-
72	-	-	-	-	-	-	?	56	78	-	-	-	37	76	93	-	-	-
73	-	-	-	-	-	-	?	63	-	-	-	-	?	65	84	-	-	-
74	-	-	-	-	-	-	?	56	81	-	-	-	?	-	-	?	?	95
75	-	-	-	-	-	-	?	57	79	-	-	-	?	64	84	-	-	-
76	-	-	-	-	-	-	?	56	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-
77	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	60	79	-	-	-
78	-	-	-	-	-	-	23	56	75	-	-	-	?	-	-	?	81	99
79	-	-	-	-	-	-	?	56	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-
80	-	-	-	-	-	-	?	56	77	-	-	-	26	-	-	44	-	-
81	-	-	-	-	-	-	?	57	82	-	-	-	?	62	82	-	-	-
82	-	-	-	-	-	-	41	72	91	-	-	-	?	66	88	-	-	-
83	-	-	-	-	-	-	?	56	77	-	-	-	?	73	90	-	-	-
84	-	-	-	-	-	-	28	74	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-
85	-	-	-	-	-	-	38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	62	82	-	-	-
87	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	65	85	-	-	-
88	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
89	-	-	-	-	-	-	?	-	-	50	-	-	?	66	91	-	-	-
90	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	?	?	94
91	-	-	-	-	-	-	?	69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
92	-	-	-	-	-	-	?	67	84	-	-	-	?	64	-	-	-	-
93	-	-	-	-	-	-	?	63	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
94	-	-	-	-	-	-	?	54	78	-	-	-	?	64	84	-	-	-
95	-	-	-	-	-	-	?	67	84	-	-	-	36	68	89	-	-	-
96	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	42	74	-	-	-	-
97	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Secteur S1																		
1	?	71	?	-	-	-	?	65	93	-	-	-	38	71	89	-	-	-
2	27	60	84	-	-	-	27	63	83	-	-	-	30	61	83	-	-	-
3	31	?	91	-	-	-	27	60	83	-	-	-	32	65	86	-	-	-
4	?	?	?	-	-	-	?	56	79	-	-	-	34	63	83	-	-	-
5	?	64	84	-	-	-	28	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
6	31	67	87	-	-	-	?	64	81	-	-	-	44	76	-	-	-	-
7	?	?	79	-	-	-	?	58	77	-	-	-	27	56	75	-	-	-
8	?	64	83	-	-	-	?	56	76	-	-	-	?	59	79	-	-	-
9	26	58	82	-	-	-	22	56	76	-	-	-	33	65	84	-	-	-
10	31	63	79	-	-	-	?	59	81	-	-	-	?	-	-	-	-	-
11	27	58	77	-	-	-	23	53	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
12	?	56	75	-	-	-	?	53	76	-	-	-	?	60	-	-	-	-
13	27	57	78	-	-	-	23	56	76	-	-	-	25	57	78	-	-	-
14	?	71	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	60	82	-	-	-
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	29	61	84	-	-	-	24	59	80	-	-	-	48	81	99	-	-	-
17	?	-	-	-	-	-	33	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
18	?	58	77	-	-	-	22	54	79	-	-	-	22	56	79	-	-	-
19	30	60	79	-	-	-	27	-	-	-	-	-	34	-	-	-	-	-
20	26	58	77	-	-	-	22	52	79	-	-	-	31	64	83	-	-	-
21	?	61	84	-	-	-	33	61	79	-	-	-	32	63	83	-	-	-
22	29	61	84	-	-	-	27	61	86	-	-	-	?	65	-	-	-	-
23	24	-	-	?	63	90	26	61	81	-	-	-	?	65	85	-	-	-
24	27	58	82	-	-	-	30	60	81	-	-	-	?	59	84	-	-	-
25	27	60	82	-	-	-	31	62	86	-	-	-	27	59	83	-	-	-
26	30	60	83	-	-	-	25	-	-	-	-	-	?	62	84	-	-	-
27	29	60	79	-	-	-	25	57	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
28	28	60	79	-	-	-	?	59	81	-	-	-	40	72	91	-	-	-
29	25	58	-	-	-	-	32	64	82	-	-	-	33	-	-	-	-	-
30	35	-	-	-	-	-	37	62	83	-	-	-	35	68	89	-	-	-
31	?	67	91	-	-	-	42	73	93	-	-	-	35	69	91	-	-	-
32	24	55	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33	27	56	76	-	-	-	28	58	81	-	-	-	42	-	-	-	-	-
34	29	61	83	-	-	-	34	66	87	-	-	-	?	63	84	-	-	-
35	30	61	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	69	89	-	-	-
36	25	57	78	-	-	-	32	55	74	-	-	-	?	56	74	-	-	-
37	29	60	79	-	-	-	?	?	-	-	-	-	?	75	93	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
38	25	-	-	-	-	-	24	56	77	-	-	-	26	57	78	-	-	-
39	?	64	90	-	-	-	?	56	77	-	-	-	?	59	75	-	-	-
40	30	62	82	-	-	-	28	59	78	-	-	-	32	62	83	-	-	-
41	?	73	91	-	-	-	?	63	78	-	-	-	33	-	-	-	-	-
42	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43	?	55	73	-	-	-	?	53	74	-	-	-	22	54	75	-	-	-
44	36	?	92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
45	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48	-	-	-	-	-
46	29	61	85	-	-	-	27	60	-	-	-	-	34	66	87	-	-	-
47	?	61	78	-	-	-	42	75	-	-	-	-	34	-	-	-	-	-
48	?	57	78	-	-	-	?	53	79	-	-	-	?	-	-	-	-	-
49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50	35	-	-	52	-	-	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
51	27	60	82	-	-	-	?	59	79	-	-	-	?	65	85	-	-	-
52	?	61	89	-	-	-	27	61	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-
53	29	-	-	-	-	-	20	-	-	38	69	89	29	62	83	-	-	-
54	?	62	83	-	-	-	?	59	79	-	-	-	?	72	94	-	-	-
55	?	57	79	-	-	-	?	55	74	-	-	-	?	57	80	-	-	-
56	31	60	87	-	-	-	?	61	84	-	-	-	31	66	85	-	-	-
57	37	60	79	-	-	-	?	57	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-
58	30	61	-	-	-	-	27	63	87	-	-	-	?	82	99	-	-	-
59	27	60	83	-	-	-	33	-	-	-	-	-	?	67	87	-	-	-
60	30	-	-	-	-	-	?	63	79	-	-	-	?	70	84	-	-	-
61	47	78	-	-	-	-	24	61	86	-	-	-	?	65	84	-	-	-
63	25	57	77	-	-	-	?	55	76	-	-	-	?	56	75	-	-	-
64	?	60	79	-	-	-	27	61	77	-	-	-	24	-	-	-	-	-
65	27	60	79	-	-	-	?	57	79	-	-	-	23	55	75	-	-	-
66	29	61	-	-	-	-	?	-	-	43	76	94	29	61	82	-	-	-
67	31	64	85	-	-	-	?	61	79	-	-	-	?	62	79	-	-	-
68	?	58	77	-	-	-	?	54	74	-	-	-	?	62	82	-	-	-
69	24	57	78	-	-	-	24	57	81	-	-	-	25	58	82	-	-	-
70	?	66	92	-	-	-	34	64	87	-	-	-	?	65	85	-	-	-
71	?	56	76	-	-	-	?	66	88	-	-	-	?	57	79	-	-	-
73	28	61	84	-	-	-	?	?	85	-	-	-	33	64	83	-	-	-
74	27	-	-	-	-	-	29	61	84	-	-	-	30	63	84	-	-	-
75	?	61	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	69	89	-	-	-
76	30	60	87	-	-	-	25	58	81	-	-	-	?	63	84	-	-	-
77	31	-	-	-	-	-	26	58	87	-	-	-	?	68	84	-	-	-
78	?	55	73	-	-	-	23	56	73	-	-	-	?	-	-	42	74	94
79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34	65	87	-	-	-
80	?	62	87	-	-	-	?	59	85	-	-	-	34	66	85	-	-	-
81	24	56	78	-	-	-	?	58	78	-	-	-	?	57	-	-	-	-
82	26	58	82	-	-	-	?	62	82	-	-	-	?	61	84	-	-	-
83	28	60	84	-	-	-	41	73	95	-	-	-	33	-	-	-	-	-
84	34	65	87	-	-	-	27	-	-	-	-	-	30	67	85	-	-	-
85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
86	29	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	35	-	-	-	-	-
87	25	56	79	-	-	-	?	66	87	-	-	-	?	76	94	-	-	-
88	29	62	80	-	-	-	?	62	87	-	-	-	?	68	85	-	-	-
89	31	64	87	-	-	-	45	81	-	-	-	-	36	69	87	-	-	-
90	41	71	-	-	-	-	35	65	88	-	-	-	32	64	89	-	-	-
91	29	60	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
92	?	63	85	-	-	-	?	-	-	43	-	-	?	80	99	-	-	-
93	-	-	-	-	-	-	24	-	-	-	-	-	29	63	82	-	-	-
94	35	-	-	?	-	-	28	61	81	-	-	-	?	67	88	-	-	-
95	?	-	-	-	-	-	34	71	87	-	-	-	42	-	-	-	-	-
96	31	66	87	-	-	-	27	59	81	-	-	-	40	72	93	-	-	-
97	38	-	-	-	-	-	23	-	-	-	-	-	27	-	-	49	79	98
98	28	60	82	-	-	-	?	61	82	-	-	-	41	73	92	-	-	-
100	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
101	29	-	-	?	83	-	?	58	78	-	-	-	43	75	94	-	-	-
102	26	58	79	-	-	-	24	-	-	-	-	-	34	62	84	-	-	-
103	?	62	87	-	-	-	28	60	78	-	-	-	?	-	-	-	-	-
104	?	64	87	-	-	-	34	66	87	-	-	-	34	66	88	-	-	-
105	27	60	82	-	-	-	?	57	78	-	-	-	35	66	84	-	-	-
107	31	60	79	-	-	-	34	57	89	-	-	-	31	63	84	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du Site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
108	31	-	-	-	-	-	34	-	-	-	-	-	40	69	93	-	-	-
109	30	62	87	-	-	-	?	71	90	-	-	-	?	64	84	-	-	-
110	28	60	78	-	-	-	42	73	91	-	-	-	28	60	79	-	-	-
111	28	60	79	-	-	-	?	72	91	-	-	-	26	-	-	-	-	-
113	30	60	82	-	-	-	45	75	94	-	-	-	?	59	82	-	-	-
114	29	61	79	-	-	-	?	-	-	?	76	94	34	64	84	-	-	-
115	25	57	78	-	-	-	?	-	-	44	75	94	26	-	-	-	-	-
116	24	58	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
117	29	60	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
118	?	69	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42	74	93	-	-	-
119	?	63	84	-	-	-	44	75	93	-	-	-	34	69	85	-	-	-
120	41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	66	-	-	-	-	-	-
121	?	61	79	-	-	-	31	-	-	?	-	-	33	64	84	-	-	-
122	?	61	82	-	-	-	?	58	79	-	-	-	?	64	85	-	-	-
123	27	58	78	-	-	-	42	71	90	-	-	-	28	62	82	-	-	-
124	31	61	85	-	-	-	?	-	-	42	73	91	28	60	82	-	-	-
125	?	73	91	-	-	-	42	65	84	-	-	-	31	76	-	-	-	-
126	31	63	82	-	-	-	42	-	-	-	-	-	?	69	89	-	-	-
127	31	60	79	-	-	-	?	76	94	-	-	-	26	58	79	-	-	-
128	35	?	85	-	-	-	45	76	93	-	-	-	?	65	88	-	-	-
129	30	61	83	-	-	-	?	67	91	-	-	-	?	67	89	-	-	-
130	?	-	-	?	83	-	?	-	-	?	73	93	?	65	84	-	-	-
131	27	60	79	-	-	-	22	56	79	-	-	-	28	62	82	-	-	-
132	27	60	82	-	-	-	38	70	89	-	-	-	29	62	82	-	-	-
133	27	-	-	-	-	-	27	58	79	-	-	-	29	63	84	-	-	-
134	29	62	84	-	-	-	?	58	80	-	-	-	?	59	82	-	-	-
135	35	66	87	-	-	-	?	58	80	-	-	-	49	-	-	-	-	-
136	31	61	82	-	-	-	?	61	80	-	-	-	28	58	78	-	-	-
137	31	62	84	-	-	-	26	56	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-
138	31	-	-	-	-	-	?	61	84	-	-	-	?	62	84	-	-	-
139	31	60	84	-	-	-	?	64	84	-	-	-	?	62	82	-	-	-
140	28	60	84	-	-	-	?	62	87	-	-	-	33	63	84	-	-	-
141	29	-	-	46	79	?	?	63	84	-	-	-	35	67	85	-	-	-
142	?	-	-	-	-	-	33	66	86	-	-	-	34	-	-	-	-	-
143	30	61	84	-	-	-	?	76	93	-	-	-	?	69	88	-	-	-
144	31	-	-	-	-	-	?	62	84	-	-	-	?	65	89	-	-	-
145	31	-	-	-	-	-	?	62	84	-	-	-	33	64	84	-	-	-
146	28	60	-	-	-	-	23	55	77	-	-	-	28	60	79	-	-	-
147	29	60	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	44	77	94	-	-	-
148	42	73	91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	65	86	-	-	-
149	?	61	84	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
150	?	60	79	-	-	-	?	79	99	-	-	-	?	61	84	-	-	-
151	35	-	-	-	-	-	?	80	97	-	-	-	38	70	-	-	-	-
152	31	64	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-
153	?	58	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	31	-	-	45	77	96
154	?	58	77	-	-	-	?	61	79	-	-	-	?	58	79	-	-	-
155	46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	72	92	-	-	-
156	28	61	78	-	-	-	27	61	81	-	-	-	28	61	84	-	-	-
157	30	63	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-	31	-	-	-	-	-
158	?	60	82	-	-	-	30	61	83	-	-	-	?	61	85	-	-	-
159	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
160	31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
161	29	61	83	-	-	-	?	-	-	47	80	-	-	-	-	-	-	-
162	30	62	82	-	-	-	42	-	-	-	-	-	51	82	98	-	-	-
163	34	67	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35	-	-	52	84	100
164	?	62	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	36	67	84	-	-	-
165	?	62	85	-	-	-	?	80	-	-	-	-	?	80	96	-	-	-
166	?	-	-	-	-	-	37	64	87	-	-	-	35	68	85	-	-	-
167	26	58	77	-	-	-	34	66	-	-	-	-	-	-	-	54	-	-
168	30	60	79	-	-	-	41	77	94	-	-	-	33	-	-	46	76	94
170	?	63	83	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	61	84	-	-	-
171	28	-	-	?	88	-	38	64	85	-	-	-	31	59	79	-	-	-
172	-	-	-	-	-	-	?	65	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-
173	30	61	87	-	-	-	?	59	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
174	36	66	88	-	-	-	35	66	89	-	-	-	40	-	-	-	-	-
175	31	-	-	-	-	-	22	57	78	-	-	-	29	62	84	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975 Premier oeuf L	H	F	1975 Ponte suivante L	H	F	1976 Premier oeuf L	H	F	1976 Ponte suivante L	H	F	1977 Premier oeuf L	H	F	1977 Ponte suivante L	H	F
176	24	55	73	-	-	-	-	-	-	45	55	78	22	-	-	-	-	-
177	26	58	77	-	-	-	?	60	79	-	-	-	33	66	85	-	-	-
178	28	58	83	-	-	-	?	56	-	-	-	-	31	61	83	-	-	-
179	-	-	-	-	-	-	?	60	81	-	-	-	32	64	84	-	-	-
180	?	?	84	-	-	-	?	58	84	-	-	-	30	65	84	-	-	-
181	-	-	-	-	-	-	?	56	79	-	-	-	29	62	87	-	-	-
182	36	-	-	?	-	-	?	?	94	-	-	-	40	72	93	-	-	-
183	31	-	-	-	-	-	?	65	89	-	-	-	28	62	84	-	-	-
185	-	-	-	-	-	-	?	80	96	-	-	-	34	65	88	-	-	-
186	-	-	-	-	-	-	?	71	89	-	-	-	?	67	85	-	-	-
189	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
191	24	55	76	-	-	-	?	53	80	-	-	-	?	55	75	-	-	-
195	34	67	88	-	-	-	?	63	89	-	-	-	38	-	-	-	-	-
196	30	62	85	-	-	-	?	61	85	-	-	-	?	67	82	-	-	-
197	31	?	84	-	-	-	?	-	-	?	66	87	32	65	84	-	-	-
198	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	38	-	-	-	-	-
199	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
200	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
201	-	-	-	-	-	-	?	58	79	-	-	-	32	-	-	-	-	-
203	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
204	26	58	78	-	-	-	?	72	91	-	-	-	31	-	-	47	80	99
205	-	-	-	-	-	-	?	62	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-
206	-	-	-	-	-	-	?	64	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-
207	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
208	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
211	-	-	-	-	-	-	?	83	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
212	?	64	83	-	-	-	?	68	86	-	-	-	32	64	84	-	-	-
213	?	60	84	-	-	-	?	61	79	-	-	-	33	65	84	-	-	-
214	-	-	-	-	-	-	?	61	79	-	-	-	?	66	84	-	-	-
215	-	-	-	-	-	-	?	81	-	-	-	-	40	72	91	-	-	-
216	-	-	-	-	-	-	?	69	93	-	-	-	-	-	-	-	-	-
217	35	?	84	-	-	-	?	72	90	-	-	-	?	68	83	-	-	-
219	36	68	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
229	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	73	94	-	-	-
230	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	82	96	-	-	-
231	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
232	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35	-	-	-	-	-
235	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	76	95	-	-	-
Secteur U																		
1	?	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	?	61	79	-	-	-	31	63	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	?	-	-	-	-	-	41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	?	73	92	-	-	-	22	-	-	-	-	-	38	-	-	-	-	-
5	?	73	88	-	-	-	29	62	87	-	-	-	?	61	83	-	-	-
6	?	60	87	-	-	-	28	63	87	-	-	-	37	70	92	-	-	-
7	?	57	77	-	-	-	24	64	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-
8	?	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-	30	-	-	-	-	-
9	27	60	78	-	-	-	27	60	82	-	-	-	29	61	79	-	-	-
10	?	62	82	-	-	-	33	64	83	-	-	-	33	66	85	-	-	-
11	?	61	79	-	-	-	24	-	-	40	69	89	33	-	-	-	-	-
12	26	58	79	-	-	-	29	60	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	28	64	83	-	-	-	31	-	-	-	-	-	33	69	-	-	-	-
14	?	73	92	-	-	-	26	60	82	-	-	-	29	-	-	63	-	-
15	?	60	82	-	-	-	26	-	-	43	75	92	31	-	-	62	93	-
16	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	?	62	82	-	-	-	23	55	77	-	-	-	36	69	88	-	-	-
18	27	58	77	-	-	-	?	57	80	-	-	-	26	-	-	-	-	-
19	?	60	82	-	-	-	?	61	79	-	-	-	?	68	88	-	-	-
20	?	60	-	-	-	-	26	60	82	-	-	-	35	68	38	-	-	-
21	25	57	77	-	-	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	?	62	83	-	-	-	32	64	87	-	-	-	40	73	93	-	-	-
23	?	58	77	-	-	-	32	?	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	?	62	83	-	-	-	32	60	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	?	-	-	-	-	-	29	65	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	25	56	73	-	-	-	29	61	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 9 (suite)

Numéro du site	1975						1976						1977					
	Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante			Premier oeuf			Ponte suivante		
	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F	L	H	F
27	?	?	83	-	-	-	?	65	83	-	-	-	35	67	85	-	-	-
28	?	73	-	-	-	-	23	60	82	-	-	-	?	-	-	-	-	-
29	?	66	87	-	-	-	31	-	-	-	-	-	38	72	92	-	-	-
30	27	61	83	-	-	-	31	69	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	27	59	77	-	-	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	?	62	82	-	-	-	31	-	-	-	-	-	39	72	88	-	-	-
33	?	64	83	-	-	-	28	58	82	-	-	-	32	63	84	-	-	-
34	28	57	77	-	-	-	24	55	77	-	-	-	25	57	77	-	-	-
35	23	55	77	-	-	-	26	55	77	-	-	-	30	62	84	-	-	-
36	?	55	-	-	-	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37	23	55	73	-	-	-	27	60	82	-	-	-	31	63	84	-	-	-
38	?	73	-	-	-	-	35	64	82	-	-	-	32	-	-	-	-	-
39	23	55	73	-	-	-	22	53	76	-	-	-	29	62	83	-	-	-
40	28	59	77	-	-	-	24	56	77	-	-	-	28	61	-	-	-	-
41	26	57	77	-	-	-	33	66	83	-	-	-	31	-	-	-	-	-
42	27	57	76	-	-	-	33	67	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43	?	57	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44	29	62	79	-	-	-	41	77	96	-	-	-	36	-	-	-	-	-
45	?	67	-	-	-	-	26	-	-	-	-	-	33	65	88	-	-	-
46	28	58	77	-	-	-	33	?	83	-	-	-	35	65	85	-	-	-
47	-	-	-	-	-	-	32	63	87	-	-	-	?	63	84	-	-	-
48	28	-	-	?	73	?	28	60	82	-	-	-	28	61	82	-	-	-
49	23	55	74	-	-	-	24	60	83	-	-	-	30	65	84	-	-	-
50	23	54	76	-	-	-	26	-	-	-	-	-	30	62	84	-	-	-
51	28	60	77	-	-	-	?	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
52	?	?	88	-	-	-	29	67	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-
53	-	-	-	-	-	-	24	61	78	-	-	-	?	67	84	-	-	-
55	23	55	76	-	-	-	28	-	-	45	80	-	26	-	-	43	?	94
56	?	57	77	-	-	-	28	62	83	-	-	-	?	68	-	-	-	-
57	?	67	-	-	-	-	28	60	-	-	-	-	36	67	-	-	-	-
58	28	58	82	-	-	-	24	60	82	-	-	-	28	59	82	-	-	-
59	29	64	82	-	-	-	30	61	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-
60	29	64	81	-	-	-	27	-	-	-	-	-	31	62	82	-	-	-
61	?	67	?	-	-	-	31	62	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-
62	28	60	77	-	-	-	?	60	80	-	-	-	30	62	84	-	-	-
63	26	55	76	-	-	-	?	56	77	-	-	-	31	65	83	-	-	-
66	?	64	64	-	-	-	?	61	85	-	-	-	31	63	99	-	-	-
67	-	-	-	-	-	-	?	70	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-
68	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	34	-	-	-	-	-
69	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
71	?	77	?	-	-	-	?	61	85	-	-	-	32	64	88	-	-	-
72	-	-	-	-	-	-	?	68	87	-	-	-	?	66	85	-	-	-
73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-
74	28	61	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
75	29	62	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
76	?	62	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
77	?	61	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
78	?	67	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43	77	93	-	-	-
79	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42	74	93	-	-	-

* Les tirets signifient qu'aucune donnée n'est disponible. Les points d'interrogation indiquent que la date est inconnue.

Annexe 10
Dates de la ponte des premiers oeufs à 48 heures près, dans sept secteurs d'étude, en 1976

Date de la ponte	Secteur d'étude							
	G1	G4	N	Q1	Q4	S1	U	Total
juin								
20	1	0	0	0	0	1	0	2
21	3	1	0	0	0	0	0	4
22	2	3	0	7	2	5	2	21
23	4	3	1	0	5	5	2	20
24	0	2	1	0	1	6	7	17
25	2	1	4	3	2	3	1	16
26	4	2	2	4	4	3	8	27
27	5	1	5	0	4	12	3	30
28		3	1	4	2	5	6	24
29		3	0	6	2	1	5	18
30		2	2	2	0	2	1	13
juillet								
1er	0	2	1	0	0	2	6	11
2	0	0	0	9	1	2	4	16
3	0	1	0	0	0	5	4	10
4	0	1	2	0	0	7	0	10
5	0	0	0	2	0	2	1	5
6	0	1	0	2	0	1	0	4
7	2	1	1	1	1	2	0	8
8	0	0	1	0	1	2	0	4
9	0	2	0	0	0	0	0	2
10	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	1	2	1	4
12	0	0	0	0	0	7	2	9
13	1	0	1	0	0	0	0	2
14	0	0	0	0	0	1	0	1
15	0	1	0	0	0	3	0	4
16	0	1	0	1	0	0	0	2
17	0	0	0	0	0	0	0	0
18	1	0	1	0	0	0	0	2
19	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	1	0	0	0	1
23	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	33	32	23	42	26	79	53	288
Date médiane des pontes (juin)	27	28	27	29	26	28	28	28

Annexe 11

Dates de la ponte des premiers oeufs à 48 heures près, dans sept secteurs d'étude, en 1977

Date de la ponte	Secteur d'étude							
	G1	G4	N	Q1	Q4	S1	U	Total
juin								
21	1	1	0	0	0	0	0	2
22	0	0	0	0	0	3	0	3
23	0	1	0	0	0	1	0	2
24	3	1	0	2	1	1	0	8
25	3	1	1	0	0	2	2	9
26	1	4	0	1	1	4	2	13
27	2	0	0	1	0	3	1	7
28	3	1	0	2	3	8	4	21
29	3	8	0	0	0	7	4	22
30	0	2	5	0	0	4	7	18
juillet								
1er	3	5	0	0	1	9	7	25
2	0	1	0	0	0	9	4	14
3	1	3	0	0	0	11	5	20
4	2	0	0	0	0	12	1	15
5	0	0	3	1	1	8	3	16
6	0	2	3	0	3	2	4	14
7	0	1	1	4	1	0	1	8
8	0	0	0	0	0	4	2	6
9	3	2	0	3	0	1	1	10
10	0	0	0	1	0	6	2	9
11	0	1	0	0	0	1	0	2
12	2	1	0	1	1	3	1	9
13	2	0	0	0	0	1	1	4
14	2	1	0	1	2	2	0	8
15	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	1	0	0	0	0	1
17	1	0	0	0	0	0	0	1
18	0	0	0	0	0	2	0	2
19	0	0	0	0	0	1	0	1
21	0	2	0	0	0	1	0	3
27	1	0	0	0	0	0	0	1
29	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	33	39	14	17	14	106	52	275
Date médiane des pontes (juillet)	1	1	5	7	5	3	1	2

Annexe 12
Dates d'éclosion des premiers œufs dans sept secteurs d'étude, en 1975

Date de l'éclosion	Secteur d'étude								Total - Q4
	G1	G4	N	Q1	Q4	S1	U	Total	
juillet									
24	0	0	0	0	0	0	1	1	1
25	1	4	1	3	2	5	8	24	22
26	4	8	8	4	7	5	1	37	30
27	6	1	6	4	8	7	9	41	33
28	6	6	6	2	4	17	6	47	43
29	4	3	7	3	4	17	2	40	36
30	3	2	6	4	4	17	10	46	42
31	2	4	6	30	14	23	7	86	72
août									
1	5	6	6	3	1	12	9	42	41
2	1	0	3	2	0	6	0	12	12
3	0	0	7	2	1	8	7	25	24
4	0	0	4	6	4	1	0	15	11
5	1	0	3	7	5	4	1	21	16
6	0	1	2	7	5	4	4	23	18
7	0	0	0	0	0	1	0	1	1
8	0	0	0	0	0	1	0	1	1
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	1	0	3	0	4	4
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	1	0	1	2	2	2	7	15	13
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0	1	1	1
17	0	0	0	0	0	1	0	1	1
18	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Total	35	35	66	80	61	134	73	484	423
Date médiane de l'éclosion (J=juillet)	29J	28J	30J	31J	31J	30J	30J	31J	31J

Annexe 13
Dates d'éclosion des premiers oeufs dans dix secteurs d'étude, en 1976

Date de l'éclosion	Secteur d'étude										
	G1	G4	M	N	Q1	Q4	S1	S2	S3	U	Total
juillet											
20	1	3	0	2	0	0	0	0	0	0	6
21	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	5
22	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	5
23	3	5	2	3	3	0	5	1	0	1	23
24	1	4	2	1	0	5	2	2	1	0	18
25	3	4	1	3	1	1	4	7	6	3	33
26	2	0	1	10	6	17	11	7	4	2	60
27	9	7	7	4	5	13	7	5	4	1	62
28	10	4	4	14	1	0	12	2	2	1	50
29	0	0	0	1	1	0	9	1	0	0	12
30	1	0	0	0	0	0	6	7	0	12	26
31	0	1	13	25	0	0	19	6	7	6	77
août											
1er	10	2	1	0	2	0	8	8	0	3	34
2	3	2	1	0	7	5	6	3	0	3	30
3	0	3	0	0	0	0	7	1	0	4	15
4	0	1	2	0	3	2	5	0	0	2	15
5	0	1	0	0	0	0	7	0	0	1	9
6	0	3	1	0	3	8	1	2	0	2	20
7	0	0	0	6	0	0	1	0	2	1	10
8	0	2	1	0	6	4	1	1	0	1	16
9	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	3
10	0	0	2	0	0	0	4	2	0	0	8
11	0	0	0	4	0	4	3	0	2	0	13
12	0	1	0	0	3	0	3	0	0	0	7
13	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	5
14	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
15	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
16	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	3
17	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
18	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3
19	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	4
20	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3
21	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
22	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
--*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	46	44	40	76	47	62	137	58	30	45	585
Date de l'éclosion (J=juillet, A=août)	28J	27J	†	28J	2A	27J	31J	†	†	31J	30J

* Aucun premier oeuf éclos entre le 22 et le 27 août.

† Les données sont incomplètes en raison du brouillard, et par conséquent, la médiane n'a pas été calculée.

Annexe 14
Dates d'éclosion des premiers oeufs dans sept secteurs d'étude, en 1977

Date de l'éclosion	Secteur d'étude							
	G1	G4	N	Q1	Q4	S1	U	Total
juillet								
23	0	1	0	0	0	0	0	1
24	1	0	0	0	0	1	0	2
25	2	1	0	0	0	2	0	5
26	2	2	1	2	1	4	0	12
27	2	2	0	0	2	5	1	12
28	2	4	1	2	3	4	0	16
29	0	2	5	0	5	7	1	20
30	2	5	4	6	8	5	0	30
31	4	5	7	10	5	8	4	43
août								
1er	4	1	6	3	6	14	5	39
2	3	1	0	3	8	9	4	28
3	2	1	0	3	7	12	1	26
4	4	2	6	10	5	16	4	47
5	3	3	9	3	7	7	3	35
6	2	1	7	5	2	8	3	28
7	3	3	8	12	2	5	3	36
8	0	2	4	6	1	8	2	23
9	2	1	1	3	0	2	1	10
10	1	1	0	2	1	1	0	6
11	0	0	0	5	0	6	2	13
12	0	0	0	1	1	2	1	5
13	2	0	3	1	1	1	1	9
14	0	1	0	0	0	2	0	3
15	1	0	3	1	1	4	0	10
16	0	0	0	0	1	1	1	3
17	0	0	0	0	0	0	0	0
18	1	0	0	2	0	0	0	3
19	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	2	0	0	0	0	2
21	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	1	0	1	0	0	0	2
23	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	43	41	67	81	67	134	37	470
Date médiane de l'éclosion	2A	31J	5A	5A	2A	3A	4A	4A

Annexe 15

Dates de l'envol des oisillons dans six secteurs d'étude, en 1975. Les dates indiquent le jour où l'oisillon était absent du secteur, s'étant probablement envolé au cours de la nuit précédente

Date de l'envol	Secteur d'étude						Total
	G1	G4	M	N	S1	U	
août							
12	0	3	1	0	3	3	10
13	0	4	1	1	0	1	7
14	0	0	0	0	1	0	1
15	0	0	5	0	3	5	13
16	9	12	3	10	10	15	59
17	3	2	5	3	11	3	27
18	4	6	4	6	22	5	47
19	2	2	2	1	1	2	10
20	0	0	3	4	0	0	7
21	12	4	5	8	17	13	59
22	0	0	0	8	9	7	24
23	3	3	2	6	16	1	31
24	4	1	3	1	9	0	18
25	1	1	0	2	0	0	4
26	2	1	3	12	14	4	36
27	0	1	0	0	4	2	7
28	0	0	0	0	1	0	1
29	0	0	0	0	3	0	3
30	0	0	1	2	4	2	9
31	3	0	0	0	2	1	6
Total	43	40	38	64	130	64	379

Annexe 16
Dates de l'envol des oisillons dans dix secteurs d'étude, en 1976*

Date de l'envol	Secteur d'étude										
	G1	G4	M	N	Q1	Q4	S1	S2	S3	U	Total
août											
8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
9	0	1	-	0	-	-	0	0	0	0	1
10	0	1	0	0	-	-	0	0	-	0	1
11	0	0	2	1	0	0	0	0	-	0	3
12	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2
13	5	2	0	1	1	3	4	1	3	0	20
14	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	4
15	4	2	2	0	-	-	5	1	-	1	15
16	0	1	2	7	4	11	5	0	1	5	36
17	5	1	1	8	2	4	8	8	6	1	44
18	18	13	9	4	5	13	22	20	0	1	105
19	3	0	3	5	2	1	5	4	6	2	31
20	3	4	3	2	3	5	13	1	0	0	34
21	0	6	2	20	6	7	4	8	3	14	70
22	0	2	2	8	4	4	4	2	-	7	33
23	4	2	1	5	11	6	12	1	4	1	47
24	0	0	3	0	1	1	4	2	0	2	13
25	0	0	-	-	-	-	5	0	-	0	5
26	0	1	0	4	2	1	11	5	3	6	33
27	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	5
28	0	1	5	5	0	1	7	1	1	4	25
29	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	5
30	0	0	0	2	0	1	5	0	1	1	10
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
septembre											
1er	1	0	1	0	0	0	7	0	-	0	9
2	1	0	0	1	2	0	7	0	0	0	11
3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2
5	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
6	1	0	0	0	-	-	0	0	-	0	1
7	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	4
8	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Total	45	40	37	78	44	60	138	57	29	46	574

* Les tirets indiquent qu'il était impossible de faire des observations en raison du brouillard.

Annexe 17
Dates de l'envol des oisillons dans sept secteurs d'étude, en 1977

Date de	Secteur d'étude							
la l'envol	G1	G4	N	Q1	Q4	S1	U	Total
août								
13	0	0	0	0	0	1	0	1
14	4	1	1	1	0	5	0	12
15	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	1	0	0	0	0	1	2
17	4	6	0	3	4	3	0	20
18	2	4	0	1	1	9	1	18
19	0	0	0	0	0	1	0	1
20	2	0	0	3	3	0	0	8
21	1	6	14	10	15	13	3	62
22	2	1	1	3	0	9	3	19
23	11	5	29	18	22	35	8	128
24	3	2	3	9	4	13	4	38
25	0	1	0	0	1	3	0	5
26	0	0	0	0	0	5	0	5
27	5	4	11	7	6	6	6	45
28	0	1	8	8	3	8	2	30
29	0	0	2	3	1	0	0	6
30	0	1	0	1	1	3	0	6
31	0	1	0	1	0	2	3	7
septembre								
1er	3	1	0	4	2	5	3	18
2	3	1	4	1	0	5	0	14
3	0	0	0	0	0	1	0	1
4	0	0	1	0	0	2	0	3
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	2	0	3	0	0	1	0	6
7	0	0	0	1	0	3	0	4
8	1	0	0	0	0	0	0	1
9	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0
11	1	0	0	0	0	0	0	1
Total	44	36	77	74	63	133	34	461

Annexe 18

Durée des périodes d'élevage par rapport aux dates d'éclosion dans les secteurs d'étude G1, G4, S1 et U, en 1975

Date de	Durée de la période d'élevage (jours)													
l'écloison	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
juillet														
24	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	7	3	0	4	4	0	0	0	0	0	0
26	0	0	2	2	1	2	9	4	2	1	0	0	0	0
27	0	0	0	0	1	7	7	1	0	0	1	0	0	0
28	0	1	0	0	22	5	7	0	0	12	2	1	1	0
29	0	0	0	3	0	1	0	0	2	3	0	0	0	0
30	0	0	4	5	15	1	0	13	2	10	0	0	4	0
31	0	0	3	5	2	0	6	4	9	4	0	1	0	1
août														
1er	1	0	5	3	5	13	6	5	4	1	5	0	0	0
2	0	1	0	0	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0
3	0	0	1	3	4	2	1	2	5	1	0	1	0	0
4	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	1	0	0
6	1	0	1	0	0	4	2	0	0	2	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	1	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	3	3	17	31	57	38	50	41	24	36	8	4	5	1

Annexe 19

Durée des périodes d'élevage par rapport aux dates d'éclosion dans tous les secteurs d'étude, en 1976

Date de	Durée de la période d'élevage (jours)															
l'éclosion	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30+
juillet																
20	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1
22	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	4	2	3	2	0	5	1	1	1	1
24	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4	4	1	0	0	1	0
25	0	0	0	0	3	0	3	5	3	4	0	1	0	0	0	0
26	0	0	2	2	1	3	12	5	9	1	6	1	2	0	0	1
27	0	0	0	0	2	4	6	15	3	4	6	1	1	0	0	1
28	0	1	1	1	3	5	11	5	3	8	1	2	0	0	1	0
29	0	0	0	1	1	2	1	3	2	0	0	1	0	0	0	0
30	0	0	0	1	2	1	2	9	2	0	0	0	0	0	0	0
31	0	2	1	8	3	4	10	7	5	3	2	0	0	3	0	2
août																
1er	0	0	6	1	4	1	1	5	1	1	4	0	0	0	0	0
2	1	4	0	2	5	5	4	0	1	1	0	1	0	0	0	0
3	0	0	1	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	1	1	2	2	1	0	1	3	1	0	0	0	1	0	0
5	0	0	1	1	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0
6	2	0	7	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0
7	0	2	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	2	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	3	13	26	32	38	35	61	64	39	32	24	13	6	5	3	6

Annexe 20

Durée des périodes d'élevage par rapport aux dates d'éclosion dans tous les secteurs d'étude, en 1977

Date de l'éclosion	Durée de la période d'élevage (jours)													
	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
juillet														
23	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1	0	0	0	0
26	0	0	0	1	4	0	2	4	1	0	0	0	0	0
27	0	0	0	1	0	1	3	2	1	1	2	0	0	0
28	0	0	0	0	0	7	4	0	1	2	0	0	0	0
29	0	1	0	0	2	3	0	0	10	2	2	0	0	0
30	0	0	0	2	4	0	2	11	1	6	1	0	0	1
31	0	0	1	2	1	3	14	4	12	2	0	0	0	0
août														
1er	0	0	1	0	0	16	4	16	1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	1	2	8	0	0	0	0	1	0	0
3	0	0	1	0	3	26	5	0	0	3	1	0	0	0
4	0	0	3	1	25	5	2	1	6	1	0	0	0	0
5	0	1	1	9	9	2	1	9	0	3	1	0	0	0
6	2	0	4	9	0	1	7	4	0	0	0	0	0	0
7	1	4	6	0	0	12	10	0	0	0	0	1	0	0
8	3	1	0	1	5	7	2	1	2	0	0	0	0	0
9	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0
10	0	0	1	1	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0
11	0	1	3	1	3	2	2	1	0	0	0	0	0	0
12	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	5	2	0	0	0	1	0	0	0	0
14	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	1	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	9	11	28	35	69	97	69	59	38	22	7	2	0	1

Annexe 21

Répartition des sites par rapport aux voisins, aux parois rocheuses et à l'inclinaison, dans sept secteurs d'étude, en 1977 seulement*

Secteur d'étude	Nombre de voisins					Nombre de parois rocheuses					Inclinaison de la corniche	
	Aucun	Un	Deux	Trois	Deux et trois	Aucune	Une	Deux	Trois	Deux et trois	En direction de la mer	Niveau
G1	13(24,5)	20(37,7)	18(34,0)	2(3,8)	20(37,8)	0	31(58,5)	22(41,5)			23(43,4)	30(56,6)
G4	24(36,4)	31(47,0)	11(16,7)			9(13,6)	40(60,6)	14(21,2)	3(4,5)	17(25,7)	47(71,2)	19(28,8)
N	29(30,2)	45(46,9)	21(21,9)	1(1,0)	22(22,9)	3(3,1)	67(69,8)	24(25,0)	2(2,1)	26(27,1)	33(34,4)	63(65,6)
Q1	35(35,4)	43(43,4)	21(21,2)			6(6,0)	58(58,6)	35(35,4)			34(34,3)	65(65,7)
Q4	15(17,4)	38(44,2)	31(36,0)	2(2,4)	33(38,4)	2(2,3)	61(70,9)	21(24,4)	2(2,4)	23(26,8)	58(67,4)	28(32,6)
S1	34(19,3)	84(47,7)	50(28,4)	8(4,6)	58(33,0)	10(5,7)	109(61,9)	52(29,5)	5(2,9)	57(32,4)	72(44,7)	89(55,3)
U	15(29,4)	23(45,1)	9(17,6)	4(7,9)	13(25,5)	8(15,7)	32(62,7)	11(21,6)			17(33,3)	34(66,7)

* Les pourcentages sont entre parenthèses.

Annexe 22

Poids (g) des oisillons en fonction de l'âge, 1975-1977

Secteur d'étude	N° de l'oisillon	Date de l'éclosion	Plumage*	Âge (jours)** 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1975																												
SA	01†	26 juil.	-	-	65	-	89	-	-	125	-	-	165	-	-	191	(189)	-	187	-	-	185	-	191	-	-	-	-
	02	25	-	-	-	102	-	128	-	-	161	-	-	173	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03†	26	-	-	77	-	97	-	-	148	-	-	173	-	-	211	(209)	-	204	-	-	205	-	209	-	-	-	-
	04	25	-	-	-	(120)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05	26	-	-	71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	06†	27	-	-	-	(113)	-	-	127	-	-	161	-	-	185	-	-	178	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	07†	29	-	70	(80)	-	101	-	-	123	-	-	-	-	-	175	(182)	-	196	-	196	-	202	-	-	207	-	-
	08†	28	-	-	67	-	-	97	-	-	125	-	-	153	-	-	187	-	-	188	-	208	-	187	-	-	218	-
	09	29	-	63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10†	28	-	-	76	-	-	117	-	-	148	-	-	167	-	-	182	-	-	199	-	209	-	202	-	-	-	-
	11†	30	-	-	-	90	-	-	131	-	-	160	-	-	154	-	-	186	-	200	-	-	-	-	-	-	-	-
	12†	30	-	-	-	86	-	-	99	-	-	116	-	-	128	-	-	152	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	13†	30	-	-	-	82	-	-	125	-	-	177	-	-	229	-	-	207	-	222	-	223	-	-	222	-	-	-
	14†	30	-	-	-	89	-	-	-	-	-	166	-	-	160	-	-	180	-	180	-	184	-	-	181	-	-	-
	15	30	-	-	-	88	-	-	113	-	-	182	-	-	164	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	16†	31	-	-	66	-	-	115	-	-	137	-	-	140	-	-	147	-	162	-	154	-	-	184	-	-	-	-
	17†	30	-	-	-	89	-	-	129	-	-	153	-	-	178	-	-	199	-	201	-	201	-	-	-	-	-	-
SB	01	26	-	67	-	-	113	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	02	25	-	-	(95)	-	-	124	-	-	177	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03†	28	-	-	68	-	-	118	-	-	159	-	-	183	-	-	170	-	-	189	-	-	-	-	-	-	-	-
	04†	28	-	-	70	-	-	98	-	-	124	-	-	139	-	-	147	-	-	176	-	172	-	179	-	-	-	-
	05†	28	-	-	66	-	-	89	-	-	129	-	-	138	-	-	159	-	-	174	-	154	-	174	-	-	179	-
	06†	28	-	-	71	-	-	97	-	-	153	-	-	176	-	-	198	-	-	220	-	206	-	205	-	-	-	-
	07†	29	-	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	177	-	-	162	-	187	-	191	-	-	-	-	-
	08†	31	-	-	79	-	-	120	-	-	146	-	-	177	-	-	187	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	09†	31	-	-	76	-	-	115	-	-	147	-	-	154	-	-	166	-	175	-	186	-	-	195	-	-	-	-
	10†	12 août	-	-	68	-	75	-	-	103	-	120	-	-	174	-	(182)	186	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	11	20	-	61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SC	01	26 juil.	-	-	63	-	75	-	-	-	-	-	136	-	-	202	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	02	26	-	68	80	-	98	-	-	150	-	-	175	-	-	198	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03†	26	-	56	75	-	91	-	-	139	-	-	169	-	-	203	(210)	-	223	-	-	226	-	-	-	-	-	-
	04†	26	-	59	68	-	-	-	-	-	-	-	169	-	-	189	(186)	-	181	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05	27	-	68	(76)	84	-	-	126	-	-	-	-	-	202	-	(208)	-	-	-	202	-	237	-	-	-	-	-
	06†	25	-	-	84	101	-	141	-	-	215	-	-	247	-	-	258	-	-	227	-	-	-	-	-	-	-	-
	07†	26	-	-	70	-	77	-	-	121	-	-	160	-	-	178	(191)	-	215	-	-	203	-	-	-	-	-	-
	08	29	-	63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	09†	29	-	55	(68)	-	-	-	-	131	-	-	125	-	-	152	-	-	178	-	169	-	169	-	-	187	-	-
	10	28	-	-	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	11	31	-	-	71	-	-	103	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	12†	30	-	-	-	90	-	-	123	-	-	-	-	-	176	-	-	170	-	-	-	186	-	-	206	-	-	-
	13†	30	-	-	-	92	-	-	139	-	-	173	-	-	191	-	-	192	-	198	-	-	-	-	-	-	-	-
	14	30	-	-	-	107	-	-	140	-	-	163	-	-	178	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	15	26	-	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1976																												
SA	01†	23 juil.	-	70	(76)	-	-	-	-	-	-	-	165	-	-	174	(179)	-	189	-	-	200	-	-	188	-	-	210
	02†	24	-	67	(73)	86	111	-	-	146	-	159	-	-	173	-	(178)	190	-	-	199	-	-	193	-	-	-	-
	03†	24	-	66	(72)	81	90	-	-	115	-	150	-	-	168	-	(179)	184	-	-	220	-	-	212	-	-	220	-
	04†	25	-	-	74	82	-	-	103	-	119	-	-	139	-	-	150	-	-	172	-	-	194	-	-	211	-	-

Annexe 22 (suite)

Secteur d'étude	N° de l'oisillon	Date de l'éclosion		Plumage*	Âge (jours)** 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
	05†	26		-	60	80	-	-	124	-	125	-	-	175	-	-	198	(200)	-	205	-	-	203	-	-	209	-	-	-
	06†	26		-	62	71	-	-	107	-	159	-	-	170	-	-	189	(194)	-	203	-	-	212	-	-	225	-	-	-
	07†	26		-	68	62	-	-	104	-	131	-	-	148	-	-	172	(171)	-	168	-	-	197	-	-	211	-	-	-
	08†	27		-	69	(84)	-	114	-	113	-	-	156	-	-	155	-	(172)	180	-	-	175	-	218	-	-	-	-
	09†	27		-	68	(77)	-	97	-	-	-	-	146	-	-	176	-	(199)	211	-	-	200	-	-	251	-	-	-	-
	10†	28		-	74	(82)	90	-	111	-	-	129	-	-	126	-	-	139	-	-	161	-	-	184	-	-	186	-	-
	11	31		-	-	69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	208	-	-	-	-	-
	12	28		-	68	-	94	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	13	29		-	-	75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	14	4	août	-	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SB	01†	25	juil.	-	-	83	97	102	-	113	-	136	-	-	158	-	-	165	-	-	175	-	-	188	-	-	190	-	-	-
	02†	27		-	70	70	-	95	-	105	-	-	136	-	-	-	-	(154)	160	-	-	178	-	-	197	-	-	-	-
	03†	28		-	70	(81)	93	-	111	-	-	161	-	-	152	-	-	153	-	-	171	-	-	218	-	-	213	-	-
	04†	29		-	-	83	-	125	-	-	158	-	-	184	-	-	203	(216)	-	241	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05	30		-	72	-	63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	06	30		-	64	-	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	07	15	août	-	-	60	-	-	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SC	01†	22	juil.	-	77	78	-	-	100	93	-	-	119	-	138	-	-	145	-	-	187	-	-	197	-	-	236	-	-	-
	02†	23		-	75	(83)	-	99	104	-	-	143	-	175	-	-	187	(195)	-	210	-	-	200	-	-	186	-	-	153
	03†	23		-	71	(86)	-	117	102	-	-	177	-	149	-	-	171	(171)	-	170	-	-	216	-	-	-	-	-	-
	04†	23		-	68	(78)	-	98	129	-	-	168	-	220	-	-	209	(214)	-	224	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05†	24		-	64	(62)	60	64	-	-	90	-	139	-	-	157	-	(169)	175	-	-	191	-	-	209	-	-	216	-
	06†	24		-	71	(79)	88	92	-	-	141	-	168	-	-	173	-	(184)	193	-	-	209	-	-	-	-	-	-	-
	07†	26		-	63	73	-	-	107	-	121	-	-	185	-	-	204	(203)	-	200	-	-	191	-	-	228	-	-	-
	08†	26		-	62	67	-	-	103	-	145	-	-	156	-	-	162	(164)	-	167	-	-	179	-	-	189	-	-	-
	09†	26		-	52	54	-	-	85	-	96	-	-	132	-	-	141	(149)	-	164	-	-	163	-	-	186	-	-	-
	10†	26		-	67	69	-	-	99	-	118	-	-	126	-	-	149	(157)	-	172	-	-	202	-	-	225	-	-	240
	11†	25		-	-	77	91	-	-	120	-	141	-	-	160	-	-	157	-	-	172	-	-	183	-	-	-	-	-	-
	12†	28		-	70	(78)	87	-	100	-	-	117	-	-	125	-	-	168	-	-	163	-	-	184	-	-	-	-	-	-
	13†	30		-	71	-	-	-	-	110	-	-	137	-	-	169	-	(182)	189	-	-	203	-	-	230	-	-	-	-	-
	14†	30		-	62	(80)	99	-	-	130	-	-	166	-	-	172	-	(178)	180	-	-	197	-	-	202	-	-	-	-	-
	15	22		-	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	16	22		-	81	98	-	-	114	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	17	26		-	-	69	-	-	91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	18	24		-	-	-	-	115	-	-	138	-	126	-	-	133	-	-	152	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	19	28		-	72	-	-	-	94	-	-	102	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	20	29		-	-	87	-	90	-	-	107	-	-	145	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	21	1	août	-	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	22	1		-	72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1977																													
SA	01†	26	juil.	E	-	66	-	101	-	112	-	136	-	190	-	199	-	212	-	-	-	-	-	-	-	215	-	-	-
	02†	28		H	-	60	-	74	-	103	-	116	-	140	-	154	-	(180)	194	(196)	197	(205)	-	220	-	-	-	-	-
	03†	28		E	-	57	-	83	-	104	-	140	-	144	-	165	-	(184)	193	(195)	200	(204)	-	213	-	-	-	-	-
	04†	1	août	E	-	64	-	86	-	106	-	137	-	(160)	171	(188)	205	(207)	-	211	-	235	-	238	-	240	-	-	-
	05†	1		E	-	73	-	88	-	122	-	142	-	(155)	162	(169)	175	(179)	-	186	-	178	-	-	-	-	-	-	-
	06†	1		E	-	77	-	95	-	110	-	144	-	(165)	175	(167)	158	(169)	-	191	-	180	-	180	-	190	-	-	-
	07†	1		E	-	63	-	90	-	104	-	148	-	(157)	162	(176)	189	(197)	-	214	-	215	-	209	-	230	-	-	-
	08†	5		H	-	82	-	100	-	(133)	150	(168)	186	(192)	-	204	-	212	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	09†	7		H	-	67	-	(81)	88	(97)	106	(109)	-	115	-	125	-	128	-	151	-	170	-	171	-	-	-	-	-
	10†	7		H	-	75	-	(109)	126	-	-	-	-	186	-	212	-	223	-	245	-	256	-	272	-	-	-	-	-

Annexe 22 (suite)

Secteur d'étude	N° de l'oisillon	Date de l'éclosion		Plumage*	Âge (jours)**																						
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
	11	10		-	-	56	-	70	-	(105)	123	(127)	130	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	12	14		E	-	-	75	(79)	82	(94)	106	(24)	141	(150)	167	(184)	200	(209)	218	(211)	203	-	-	-	-	-	-	-	-
SB	01†	30	juil.	E	-	69	-	79	-	117	-	143	-	161	-	(196)	214	(221)	228	(226)	-	221	-	202	-	-	-	-	-
	02	1	août	-	-	71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03	1		-	-	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	04	3		-	-	79	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05†	5		H	-	78	-	100	-	(135)	153	(168)	182	(196)	-	225	-	242	-	239	-	255	-	226	-	-	-	-	-
	06†	5		E	-	91	-	108	-	(128)	138	(160)	182	(183)	-	185	-	198	-	210	-	220	-	-	-	-	-	-	-
	07†	5		E	-	79	-	119	-	(136)	144	(163)	186	(195)	-	213	-	219	-	212	-	231	-	-	-	-	-	-	-
	08	7		-	-	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	09	11		-	54	(61)	68	(80)	-	105	-	135	-	157	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	9		H	-	-	83	(95)	106	(121)	-	152	-	145	-	181	-	201	-	226	-	238	-	-	-	-	-	-	-
	11	19		-	-	56	-	70	-	84	-	122	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	12	19		-	-	64	-	80	-	111	-	146	-	150	-	168	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SC	01†	24	juil.	E	-	64	-	96	-	123	-	140	-	179	-	200	-	225	-	237	-	(250)	256	(243)	230	-	-	-	-
	02	28		-	-	54	-	75	-	91	-	126	-	112	-	140	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03	28		-	-	68	-	87	-	102	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	04	28		-	-	63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05	28		-	-	65	-	92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	06	30		-	-	65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	07†	31		E	51	(81)	110	(138)	166	(178)	189	(196)	203	(209)	-	222	-	218	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	08†	30		E	-	54	-	62	-	98	-	105	-	133	-	(144)	150	(163)	175	(188)	-	215	-	209	-	195	-	-	-
	09†	30		H	-	75	-	107	-	124	-	146	-	152	-	(163)	169	(172)	175	(177)	-	181	-	187	-	-	-	-	-
	10†	30		E	-	62	-	82	-	126	-	149	-	200	-	(209)	213	(231)	248	(253)	-	262	-	-	-	-	-	-	-
	11†	1	août	E	-	78	-	-	-	-	-	105	-	(135)	145	(148)	150	(152)	-	157	-	174	-	187	-	-	-	-	-
	12†	3		E	-	62	-	82	-	127	-	(151)	163	(165)	178	(184)	-	212	-	240	-	232	-	252	-	-	-	-	-
	13†	3		E	-	74	-	-	-	-	-	-	180	(188)	205	(221)	-	253	-	268	-	264	-	252	-	-	-	-	-
	15	5		-	-	80	-	99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	16†	6		E	66	(74)	81	(97)	-	130	-	153	-	(164)	170	(176)	181	(188)	194	(192)	190	-	-	-	-	-	-	-	-
	17†	11		E	61	(66)	70	(80)	-	99	-	149	-	133	-	178	-	202	-	212	-	210	-	214	-	-	-	-	-
	18†	17		E	-	80	-	92	-	110	-	134	-	160	-	200	-	197	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	32	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	157	-	187	-	200	(191)	182	(204)	225	(222)	219	-	-	-	-
SD	01	26	juil.	E	-	78	-	97	-	125	-	152	-	169	-	199	-	210	-	(216)	219	(234)	248	-	-	-	-	-	-
	02	26		E	-	72	-	111	-	143	-	170	-	197	-	261	-	261	-	(276)	284	(279)	275	(279)	282	-	-	-	-
	03	28		E	-	64	-	73	-	103	-	140	-	166	-	175	-	(210)	228	(232)	235	-	-	-	-	-	-	-	-
	04	28		E	-	67	-	89	-	108	-	150	-	175	-	190	-	(233)	250	(256)	262	(270)	-	286	-	275	-	-	-
	05	28		E	-	65	-	89	-	116	-	154	-	177	-	191	-	(216)	229	(232)	235	(246)	-	267	-	-	-	-	-
	06	31		-	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	07	30		E	-	64	-	91	-	91	-	118	-	143	-	(181)	200	(190)	180	(184)	-	193	-	-	-	-	-	-	-
	08	30		E	-	58	-	86	-	95	-	139	-	134	-	(163)	177	(171)	165	(182)	-	217	-	180	-	-	-	-	-
	09	30		E	-	73	-	94	-	135	-	159	-	185	-	(184)	184	(190)	195	(198)	-	205	-	-	-	-	-	-	-
	10	30		H	-	63	-	88	-	123	-	151	-	166	-	(186)	196	(200)	203	(211)	-	228	-	-	-	-	-	-	-
	11	1	août	H	-	78	-	105	-	119	-	150	-	(160)	165	(178)	190	(201)	-	224	-	240	-	220	-	239	-	-	-
	12	1		E	-	76	-	101	-	131	-	135	-	(162)	175	(174)	173	(186)	-	212	-	235	-	235	-	245	-	-	-
	13	2		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	14	3		E	-	68	-	94	-	105	-	(132)	146	(148)	150	-	-	-	-	-	-	173	-	-	-	-	-	-	-
	15	3		H	-	67	-	97	-	-	-	-	143	(146)	160	(168)	-	184	-	190	-	202	-	206	-	-	-	-	-
	16	4		E	-	(79)	-	(103)	121	(139)	-	175	-	190	-	(211)	221	(221)	220	(235)	250	(254)	256	-	-	-	-	-	-
	17	3		H	-	60	-	92	-	106	-	(134)	148	(155)	162	(176)	-	204	-	235	-	233	-	241	-	-	-	-	-
	18	5		-	-	89	-	111	-	(147)	165	(165)	165	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	19	7		F	-	61	-	(76)	84	(95)	105	(116)	-	139	-	165	-	200	-	211	-	195	-	199	-	-	-	-	-

Annexe 22 (suite)

Secteur d'étude	N° de l'oisillon	Date de l'éclosion		Plumage*	Age (jours)** 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
	20	7		-	-	55	-	(56)	56	(58)	65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	21	15		-	-	73	-	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	33	17		-	-	65	-	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EA	01	26	juil.	E	-	67	-	90	-	109	-	125	-	156	-	190	-	193	-	(220)	233	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	02	28		-	-	93	-	111	-	137	-	159	-	179	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03	28		E	-	65	-	91	-	103	-	133	-	155	-	181	-	(198)	207	(215)	-	231	-	225	-	-	-	-	-	-
	04	31		E	63	(67)	71	(90)	108	(124)	140	(145)	149	(158)	-	175	-	(195)	205	-	216	(214)	-	-	211	-	-	-	-	-
	05	1	août	E	-	64	-	105	-	131	-	155	-	(169)	176	(181)	-	190	-	191	-	(199)	-	208	-	224	-	-	-	-
	06	3		E	-	63	-	176	-	122	-	(116)	118	(119)	-	(200)	-	197	-	(209)	-	221	-	257	-	265	-	-	-	-
	07	30	juil.	E	-	63	-	80	-	116	-	126	-	133	-	(140)	143	(152)	-	170	-	202	-	(199)	-	196	-	-	-	-
	08	3	août	E	-	80	-	127	-	139	-	(150)	155	(172)	-	205	-	180	-	(202)	-	223	-	234	-	-	-	-	-	-
	09	4		E	88	(90)	91	96	100	(110)	-	130	-	(150)	160	(168)	177	(188)	-	(210)	222	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	5		-	-	55	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	11	9		E	-	-	93	(104)	-	125	-	150	-	(170)	-	191	-	207	-	214	-	213	-	-	-	-	-	-	-	
	12	2		E	68	(78)	88	(103)	118	(126)	133	(134)	-	134	-	(155)	165	(181)	196	(200)	-	(211)	213	-	-	-	-	-	-	-
	13	11		-	52	(63)	-	85	-	126	-	-	-	-	-	163	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EB	02	27	juil.	E	63	(72)	81	(94)	107	(119)	130	(145)	160	(168)	177	(178)	182	(184)	-	187	-	(207)	216	(208)	201	-	-	-	-	-
	03	26		-	-	71	-	92	-	129	-	136	-	150	-	162	-	170	-	(172)	173	(181)	-	197	-	-	-	-	-	-
	04	28		E	-	70	-	99	-	115	-	146	-	169	-	168	-	(183)	190	(195)	-	205	-	208	-	-	-	-	-	-
	05	28		E	-	75	-	100	-	116	-	134	-	154	-	178	-	(179)	180	(188)	-	203	-	196	-	-	-	-	-	-
	06	28		-	-	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	07	28		E	-	67	-	79	-	110	-	130	-	150	-	146	-	(159)	166	(172)	-	183	-	181	-	-	-	-	-	-
	08	28		E	-	72	-	95	-	123	-	143	-	179	-	192	-	(203)	208	(213)	-	224	-	200	-	-	-	-	-	-
	09	30		E	-	81	-	109	-	149	-	166	-	180	-	(203)	215	(229)	-	258	-	222	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	31		E	65	(73)	81	(85)	88	(99)	109	(124)	139	(144)	-	155	-	-	-	-	170	(170)	-	(169)	169	-	-	-	-	-
	11	31		E	62	(65)	68	(75)	81	(97)	112	(121)	129	(128)	-	126	-	(143)	152	(159)	166	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	12	30		-	-	74	-	93	-	121	-	147	-	145	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	13	30		E	-	64	-	86	-	124	-	125	-	137	-	(152)	160	(173)	-	200	-	196	-	-	-	-	-	-	-	-
	14	30		H	-	77	-	99	-	108	-	168	-	167	-	(167)	167	(185)	-	222	-	208	-	-	-	270	-	-	-	-
	15	30		E	-	72	-	91	-	121	-	133	-	160	-	(176)	184	(198)	-	225	-	233	-	-	-	-	-	-	-	-
	16	2	août	E	69	(79)	88	(103)	117	(129)	140	(144)	-	151	-	(184)	200	(194)	187	(186)	-	-	185	-	-	-	-	-	-	-
	17	3		E	-	62	-	95	-	108	-	(115)	118	(128)	-	148	-	166	-	(169)	-	172	-	-	-	-	-	-	-	-
	18	3		E	-	68	-	86	-	110	-	(121)	126	(135)	-	152	-	156	-	(166)	-	176	-	183	-	-	-	-	-	-
	19	3		E	-	64	-	86	-	-	-	-	140	(152)	-	175	-	170	-	(182)	-	193	-	209	-	-	-	-	-	-
	20	4		E	62	(70)	77	(94)	111	(107)	-	98	-	(138)	158	(165)	171	(173)	-	(178)	180	(192)	194	-	-	-	-	-	-	-
	21	3		E	-	58	-	(85)	-	112	-	(127)	135	(149)	-	177	-	171	-	(179)	-	188	-	210	-	-	-	-	-	-
	22	3		-	-	78	-	103	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	23	6		E	58	(67)	76	(86)	-	107	-	(156)	180	-	-	-	-	-	220	(229)	238	(234)	230	(231)	232	-	-	-	-	-
	24	5		E	-	82	-	98	-	(121)	135	(153)	-	190	-	190	-	(201)	-	212	-	223	-	-	-	-	-	-	-	-
	25	6		E	64	-	-	-	-	103	-	(134)	150	(156)	163	(170)	-	(195)	192	(199)	205	(209)	212	(212)	212	-	-	-	-	-
	26	5		E	-	60	-	72	-	(103)	119	(135)	-	166	-	-	-	-	-	180	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	27	6		E	62	(64)	65	(78)	-	105	-	(130)	143	(155)	166	(167)	-	(169)	178	(178)	185	(197)	208	(210)	211	-	-	-	-	-
	28	5		E	-	60	-	80	-	(105)	117	(128)	-	151	-	165	-	(167)	-	168	-	196	-	-	-	-	-	-	-	-
	29	7		E	-	81	-	(104)	116	(125)	-	142	-	160	-	(154)	-	149	-	181	-	188	-	198	-	-	-	-	-	-
	32	12		-	-	-	90	(97)	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EC	01	2		-	52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	02	2		-	61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	03	5		E	-	67	-	93	-	(123)	138	(140)	-	143	-	157	-	(167)	-	170	-	195	-	-	-	-	-	-	-	-
	04	6		E	64	(71)	77	(90)	-	117	-	(140)	151	(166)	197	(194)	-	(196)	193	(190)	196	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	05	7		E	-	66	-	(85)	96	(106)	-	129	-	-	-	-	-	164	-	200	-	216	-	222	-	-	-	-	-	-
	06	13		H	-	83	-	110	-	-	-	149	-	167	-	197	-	198	-	218	-	226	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 22 (suite)

Secteur d'étude	N° de l'oisillon	Date de l'éclosion	Plumage*	Âge (jours)**																					
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
	07	13	E	-	75	-	89	-	-	-	110	-	126	-	161	-	188	-	202	-	195	-	-	-	-	-	-	-
	08	21	-	-	69	-	128	-	138	-	170	-	201	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	15	15	E	-	59	-	(81)	-	103	-	123	-	156	-	194	-	221	-	247	-	-	-	-	-	-	-	-	-

** E = plumage d'été, H = plumage d'hiver.

* Les chiffres entre parenthèses ont été interpolés.

† Les données sur l'oisillon ont été utilisées pour dresser le tableau 56.

Annexe 23

Nombre moyen de repas apportés aux oisillons par période de quatre heures, dans le secteur S1, en 1977, par rapport à l'âge et à la date de l'éclosion. Les lignes diagonales relient les taux observés au cours de la même journée

Date de l'éclosion	Âge de l'oisillon (jours)						
	de 1 à 3	de 4 à 6	de 7 à 9	de 10 à 12	de 13 à 15	de 16 à 18	de 19 à 21
juillet							
du 26 au 28	0,89 (9)*	0,89 (9)	0,78 (9)	0,89 (9)	0,78 (9)	0,56 (9)	0,71 (7)
du 29 au 31	1,00 (15)	0,80 (15)	1,00 (15)	0,69 (16)	0,67 (15)	0,71 (14)	0,64 (11)
août							
du 1 au 3	1,00 (29)	0,63 (30)	0,69 (29)	0,76 (29)	0,72 (29)	0,82 (28)	0,58 (24)
du 4 au 6	0,91 (23)	0,42 (24)	0,96 (23)	0,87 (24)	0,58 (24)	0,82 (22)	0,56 (9)
du 7 au 9	0,54 (13)	0,93 (14)	0,62 (13)	0,85 (13)	0,71 (14)	1,00 (8)	0,67 (6)
du 10 au 12	1,18 (6)	1,12 (8)	0,87 (8)	0,25 (8)	0,56 (9)	0,62 (8)	0,33 (6)
du 13 au 15	0,71 (7)	0,57 (7)	0,71 (7)	0,67 (6)	0,86 (7)	0,71 (7)	
du 16 au 18	0 (3)	0 (3)	1,33 (3)	1,00 (3)	1,00 (3)		
du 19 au 21	1,00 (6)	0,80 (5)	1,00 (5)	0,80 (5)			
du 22 au 24	0 (1)	0 (1)	1,00 (1)				
À partir du 13 août	0,65 (17)	0,50 (16)	0,94 (16)	0,79 (14)	0,90 (10)	0,71 (7)	

* Les chiffres entre parenthèses indiquent les tailles des échantillons.

Annexe 24

Mensuration des Marmettes de Brünnich prises à l'Île Prince-Léopold, T.N.-O., 1975-1977

Numéro de catalogue	Date de capture	Ailes (mm)	Tarso-métatarse (mm)	Culmen (mm)	Poids (g)	Degré de maturité*
Mâles						
75/1	8 juin 1975	213	-	38,0	901	R
2	8	216	-	37,0	943	R
3	8	223	-	37,5	953	R
4	8	219	-	33,5	884	R
5	8	214	-	31,4	946	R
6	8	213	-	36,2	836	R
11	5 juillet 1975	200	-	34,4	809	R
13	21	215	-	36,4	994	R
16	24	208	-	36,0	949	R
17	14	216	-	33,9	928	R
18	24	213	-	36,1	962	R
19	24	209	-	34,0	908	R
20	11 août 1975	215	-	36,1	909	R
21	11	211	-	34,0	848	NR
25	11	220	-	33,9	961	R
31	12	214	-	35,9	910	R
33	12	219	-	33,2	901	R
34	12	208	-	32,5	891	R
76/1	23 mai 1976	219	-	38,2	979	(R)
2	23	220	-	34,6	1074	(R)
3	23	220	-	37,3	928	(R)
4	23	224	-	36,0	884	(R)
7	23	221	-	37,0	1010	(R)
8	23	218	-	36,0	1006	(R)
9	23	219	-	35,6	902	(R)
11	23	214	-	32,4	915	(R)
12	23	225	-	36,5	965	(R)
13	23	218	-	35,3	929	(R)
14	23	220	-	40,5	935	(R)
17	23	218	-	36,1	975	(R)
18	23	218	-	34,5	1010	(R)
20	23	210	-	36,1	995	(R)
21	4 juin 1976	227	-	35,8	1006	(R)
22	4	215	-	36,2	902	(R)
23	4	218	-	34,6	1049	(R)
25	9 juillet 1976	219	-	35,0	889	R
30	15	224	-	33,0	1033	R
32	15	220	-	34,8	930	R
33	15	208	-	34,0	867	R
35	15	229	-	40,0	857	R
36	15	210	-	36,1	1006	R
37	15	216	-	36,9	822	(NR)
38	15	217	-	36,6	1032	R
39	15	216	-	33,0	974	R
40	15	219	-	36,2	836	R

Annexe 24

Numéro de cataloque	Date de capture	Ailes (mm)	Tarso-métatarse (mm)	Culmen (mm)	Poids (g)	Degré de maturité*
41	15 juillet 1976	218	-	36,0	813	NR
43	15	223	-	35,9	911	R
64	12 août 1976	211	-	36,5	998	R
68	12	208	34,3	33,0	802	R
69	12	222	35,6	33,3	853	R
70	12	225	35,8	34,1	855	NR
74	18	205	-	33,8	917	R
77/1	8 juin 1977	209	-	34,2	898	(R)
2	8	223	-	38,4	930	(R)
3	8	221	-	34,1	885	(R)
5	8	218	-	37,4	897	(R)
6	8	225	-	35,5	925	(R)
7	8	224	-	33,2	905	(R)
8	8	214	-	36,4	1017	(R)
9	14	215	-	35,1	850	R
11	14	218	-	34,9	950	(R)
12	14	219	-	36,2	865	(R)
13	18	211	-	36,9	930	R
14	18	218	-	34,3	880	P
17	30	215	-	37,3	920	R
18	30	214	-	34,3	925	R
19	30	211	-	33,8	975	R
20	30	209	35,5	35,5	937	R
22	30	221	36,0	33,0	929	NR
23	30	210	37,7	33,8	916	R
26	30	-	-	29,4	893	R
28	30	212	-	32,2	973	NR
29	30	205	38,0	35,7	1035	NR
32	30	215	36,4	35,5	909	(NR)
33	30	215	37,4	34,0	851	R
34	30	212	36,0	33,2	998	R
36	15 juillet 1977	214	-	34,1	1023	R
37	15	218	-	34,1	921	R
38	15	196	-	34,4	838	R
39	15	209	-	32,4	852	NR
40	15	209	-	34,2	969	NR
41	15	205	-	35,0	799	R
47	10 août 1977	210	-	37,4	1004	(NR)
48	10	209	-	32,8	850	NR
49	10	216	-	34,5	852	NR

Annexe 24

Numéro de catalogue	Date de capture	Ailes (mm)	Tarso-métatarse (mm)	Culmen (mm)	Poids (g)	Degré de maturité*
Femelles						
75/7	14 juin 1975	211	-	33,5	877	(R)
8	14	211	-	32,0	848	(R)
9	14	212	-	34,8	827	(R)
10	14	210	-	32,5	1056	(R)
12	9 juillet 1975	216	-	32,0	881	NR
14	21	216	-	36,1	843	NR
15	24	209	-	32,7	907	R
22	11 août 1975	212	-	29,2	814	R
23	11	210	-	35,9	863	R
24	11	212	-	32,6	863	R
26	11	214	-	36,0	922	R
27	12	213	-	33,3	875	R
28	12	206	-	34,5	765	R
29	12	206	-	34,5	765	R
30	12	213	-	30,5	858	R
31	12	211	-	28,6	767	R
35	12	209	-	32,3	831	(NR)
36	12	208	-	32,1	936	R
76/5	23 mai 1976	211	-	34,8	862	(R)
6	23	217	-	30,7	884	(R)
10	23	220	-	36,9	1009	(R)
15	23	215	-	31,6	982	(R)
16	23	223	-	35,4	1005	(R)
19	23	207	-	32,8	831	(R)
24	9 juillet 1976	224	-	32,0	889	R
26	9	224	-	31,6	960	R
27	9	220	-	32,8	869	(NR)
28	9	217	-	34,8	881	R
29	15	221	-	34,1	830	R
31	15	220	-	33,4	867	R
34	15	228	-	33,8	734	R
42	15	209	-	35,6	746	NR
66	12 août 1976	210	36,3	34,0	851	R
67	12	220	-	32,3	863	R
71	12	213	35,2	31,4	869	R
77/4	8 juin 1977	218	-	35,6	862	(R)
10	14	217	-	35,8	825	(R)
15	30	222	-	34,0	890	(NR)
16	30	220	-	36,0	930	R
21	30	215	36,0	32,9	883	R
24	30	218	35,5	35,7	1101	R
25	30	211	35,5	33,9	933	R
27	30	214	35,0	30,5	1080	R
30	30	215	34,9	31,2	995	R
31	30	211	35,1	31,0	883	(NR)

Annexe 24

Numéro de catalogue	Date de capture	Ailes (mm)	Tarso-métatarse (mm)	Culmen (mm)	Poids (g)	Degré de maturité*
42	10 août 1977	215	-	-	786	R
43	10	220	-	34,4	890	R
44	10	211	-	34,6	840	R
45	10	223	-	30,2	804	R
46	10	206	-	34,1	823	R

* *Degré de maturité* : R = reproducteur, NR = non-reproducteur et (R) ou (NR) = statut incertain. Le degré de maturité de chaque oiseau a été déterminé selon la présence (R) ou l'absence (NR) d'une plaque incubatrice complètement développée. Les lettres entre parenthèses indiquent que le degré de maturité est incertain. Tous les adultes pris avant le 10 juin ont été classés parmi les reproducteurs puisque, même si les plaques incubatrices ne s'étaient pas encore développées, il y avait de fortes chances que tous les oiseaux fréquentant la colonie avant cette date soient des reproducteurs. Au cours de la période du 25 juin au 15 juillet, les oiseaux dont les plaques incubatrices n'étaient pas complètement formées ont été considérés comme des non-reproducteurs, mais classés parmi les incertains (NR).

Annexe 25
Énumération des organismes identifiés dans le tube digestif des Marmettes de Brünnich prises à l'île Prince-Léopold, en 1976

Taxon	Numéro du spécimen (marmette)																												
	4	6	7	8	9	11	12	13	21	22	24	25	26	27	28	30	32	33	38	39	41	42	43	65	67	69	74
Boreogadus saida	3	1	2	4	1	6	3	4	2	3	1	1	1	4	-	15	1	1	7	-	1	2	2	4	5	3	7
Triglops spp.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Poisson non identifié	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parathemisto spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Onisimus spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Crustacé non identifié	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7

Annexe 26
Énumération des organismes identifiés dans le tube digestif des oiseaux pris à l'île Prince-Léopold, en 1977

Taxon	Numéro du spécimen																																
	7	9	10	12	15	16	17	18	19	20	21	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	34	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49
Boreogadus saida	1	9	5	3	2	13	-	-	5	6	10	3	3	11	3	4	2	4	9	3	1	7	4	4	2	1	3	-	1	1	6	1	1	2	3	1
Triglops spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poisson non identifié	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parathemisto libellula	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-
Parathemisto spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Mysis oculata	-	-	-	-	-	-	1	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gammarus setosus	-	-	-	-	-	-	15	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G. wilkitzkii	-	-	-	-	-	-	1	3	-	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	1	-	-
Gammarus spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gamarellus homari	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Onisimus littoralis	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Onisimus spp.	-	-	-	-	-	-	8	6	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	113	-	-	-	-	-	-	27	-	-	-	3	-	-
Weyprechtia pinguis	-	-	-	-	-	-	26	113	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parapleustes bicuspis	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pontogenia inermis	-	-	-	-	-	-	17	114	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Apherusa glacialis	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anonyx sarsi	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Monoculodes spp.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Crustacé non identifié	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calmar (*Gonatus fabricii*?)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 27
Dérivation de la formule établissant la relation entre le rapport minimal de densité et les distances séparant les diverses aires d'alimentation

Si deux aires d'alimentation sont situées à des distances L_1 et L_2 de la colonie, L_1 étant $<L_2$, quel rapport de densité des proies (D_1, D_2) rend les deux choix également avantageux? Si le temps total consacré à l'approvisionnement est le même tous les jours, alors :

$$T_1 + t_1 = T_2 + t_2 \qquad [1]$$

où T est la durée du trajet jusqu'à l'aire d'alimentation et t est la durée de la pêche.

Cependant, en supposant que la durée de la pêche* est inversement proportionnelle à (densité des proies)$^{1/3}$, alors :

$$t_2 = t_1(D_1/D_2)^{1/3}$$

par conséquent, en substituant dans l'équation [1] :

$$T_1 + t_1 = T_2 + t_1(D_1/D_2)^{1/3} \qquad [2]$$

En supposant également que les marmettes se rendent dans les aires d'alimentation en ligne droite :

$$T = 2VL/s$$

où V est le nombre de visites quotidiennes à la colonie des membres d'un couple et s est la vitesse du vol.

En substituant dans l'équation [2] :

$$2VL_1/s + t_1 = 2VL_2/s + t_1(D_1/D_2)^{1/3} \qquad [3]$$

La restructuration de l'équation [' se fait comme suit :

$$\frac{D_2}{D_1} = \left(\frac{t_1}{t_1 + \left[\frac{2VL_1 - 2VL_2}{s} \right]} \right) \qquad [4]$$

* La supposition que la durée de la pêche est inversement proportionnelle à la racine cubique de la densité des proies se fonde sur le rapport entre la densité et la distance minimale à franchir vers la proie la plus proche. La supposition devrait être exacte lorsque, du point où il vient de prendre sa première proie, l'oiseau peut voir la prochaine. S'il y a une période intermédiaire avant de trouver la prochaine proie et que la poursuite commence, le rapport de forces sera modifié puisque la fréquence des localisations de proies est proportionnelle à la distance linéaire parcourue. D'après le nombre de proies capturées par une marmette adulte au cours d'un vol d'approvisionnement, il semble probable que beaucoup d'intervalles entre les captures soient suffisamment courts pour justifier cette supposition ; cependant, en réalité, un modèle hybride, incorporant la durée de la recherche et celle de la poursuite, serait sans doute plus approprié.

Annexe 28
Dérivation de l'équation [7] établissant le rapport entre la densité moyenne des proies et la dimension de la colonie

Hypothèses

1. La colonie se situe sur une île de superficie négligeable.
2. La mer s'étend à l'infini dans toutes les directions.
3. Une colonie d'un couple s'établit à l'endroit où la densité des proies suffit à l'élevage d'un seul oisillon, les parents passant tout leur temps disponible en quête de nourriture. Cette densité (D_1) constitue une unité.
4. À la densité minimale (D_1), le couple a besoin d'une aire d'alimentation a_1.
5. Le temps d'alimentation est inversement proportionnel à la racine cubique de la densité des proies (annexe 27, note en bas de page).
6. Chaque adulte peut passer une période maximale journalière de 10 heures en quête de nourriture.
7. La superficie de l'aire d'alimentation nécessaire à un couple (a) est inversement proportionnelle à la racine carrée de la densité des proies.

En supposant que D_X est égal à une densité supérieure à D_1,

Selon l'hypothèse 5 : $t_1/t_X = (D_X/D_1)^{1/3}$

Selon les hypothèses 3 et 6 : $D_1 = 1$, $t_1 = 20$ h

Par conséquent, avec D_X : $t_X = t_1 \cdot (D_1/D_X)^{1/3} = 20/(D_X)^{1/3}$

Selon l'hypothèse 6 : $T_X = 20 - t_X = 20\left[1-1/(D_X)^{1/3}\right]$ [1]

Distance totale parcourue = ST_X

Par conséquent, le rayon des quêtes = Distance parcourue/$2V$ = $ST_X/2V$

En substituant l'équation [1], le rayon des quêtes =

$$\frac{20S}{2V}\left[1 - \frac{1}{(D_X)^{1/3}}\right] \qquad [2]$$

Par conséquent, l'aire d'alimentation totale = π (rayon des quêtes)^2 =

$$\pi\left\{\frac{20S}{2V}\left[1 - \frac{1}{(D_X)^{1/3}}\right]\right\}^2 \qquad [3]$$

Selon l'hypothèse 7 :

$$a_1/a_X = (D_X/D_1)^{1/2}$$

Annexe 28 (suite)

Par conséquent :

$$a_x = a_1(D_1/D_x)^{1/2} = a_1/(D_x)^{1/2} \qquad [4]$$

Dimension totale de la colonie (N) = aire d'alimentation de toute la colonie / aire nécessaire à un couple

Par conséquent, en combinant les équations [3] et [4] :

$$N = \pi \left\{ \frac{20S}{2V} \left[1 - \frac{1}{(D_x)^{1/3}} \right] \right\}^2 \cdot \frac{(Dx)^{1/2}}{a_1} \qquad [5]$$